Р. Хайнд

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ



ANIMAL BEHAVIOUR

A SYNTHESIS OF ETHOLOGY AND COMPARATIVE PSYCHOLOGY

Second edition

ROBERT A. HINDE

Sub-Department of Animal Behaviour
University of Cambridge, Madingley

McGRAW-HILL BOOK COMPANY
NEW YORK ST LOUIS SAN FRANCISCO DUSSELDORF
LONDON MEXICO PANAMA SYDNEY TORONTO

1970

Р. Хайнд

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

СИНТЕЗ ЭТОЛОГИИ И СРАВНИТЕЛЬНОЙ ПСИХОЛОГИИ

Перевод со 2-го английского издания
Л. С. Бондарчука и М. Е. Гольцмана

Под редакцией
канд. биол. наук З. А. Зориной
и канд. биол. наук И. И. Полетаевой

С предисловием
проф. Л. В. Крушинского

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Москва 1975

УДК 591.51

Наиболее полная современная сводка о поведении животных, написанная одним из ведущих исследователей в области этологии, внесшим крупный вклад в разработку как экспериментальных, так и теоретических аспектов этой науки. В ней на основе сочетания данных сравнительной психологии и физиологии описаны практически все аспекты индивидуального поведения животных. В отдельных главах рассмотрены основные факторы, определяющие ведущие формы поведения, организация восприятия, его избирательность, развитие поведения в онтогенезе, соотношение врожденного и приобретенного в поведении. Книга написана простым языком, что делает ее доступной для читателей-неспециалистов.

Предназначена для биологов различных специальностей, для математиков, физиков, инженеров, занимающихся проблемами бионики и кибернетики, для читателей различных специальностей, интересующихся жизнью животных.

Редакция биологической литературы

Х $\frac{21008\text{-}124}{041\ (01)\text{-}75}$ 124-75

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Перевод на русский язык книги крупного английского ученого Роберта Хайнда безусловно является важным событием для всех, кто интересуется поведением животных.

В последние годы поведение животных начинает привлекать все большее внимание ученых самых различных специальностей. Физиологи и психологи исследуют поведение животных и человека, применяя при этом весьма разнообразные методы и подходы. Зоологам изучение поведения животных необходимо как при работе по систематике, так и для исследований по экологии и ориентации животных. Особенности поведения играют ведущую роль при одомашнивании животных и должны непременно учитываться животноводами при содержании сельскохозяйственных животных в больших животноводческих хозяйствах промышленного характера. Результаты исследований по поведению животных используются для математического моделирования и создания сложных современных кибернетических устройств. Изучение поведения животных в значительной степени служит той базой, на которой выросла бионика. Наконец, исследования по организации сообществ у приматов дают много интересных фактов, проливающих свет на некоторые проблемы антропогенеза. Важнейшим свойством, отличающим человека от животных, является качественное различие между организацией человеческого общества и структурой сообществ у животных. Общественно-трудовые отношения, представляющие собой уникальную черту человека,— результат эволюционного изменения особенностей поведения прогоминид.

Подробно излагая результаты, полученные при исследовании поведения животных учеными разных направлений, Р. Хайнд делает попытку рассмотреть некоторые физиологические механизмы, лежащие в основе поведения. При этом он использует как классические исследования Шеррингтона, так и данные современной нейрофизиологии. Два раздела книги посвящены проблемам развития поведения в онтогенезе и эволюции поведения. Существенно, что автор детально описывает различные методы экспериментального изучения поведения и приводит классификацию разных форм поведения животных.

Главное достоинство книги Р. Хайнда — удачная попытка синтеза основных представлений двух крупных научных направлений в

изучении поведения животных — этологии и сравнительной психологии.

Основоположники этологии Уитмен, Крэг, Хейнрот, Лоренц, Тинберген начинали изучение поведенческих актов, рассматривая их и как признаки, которые могут быть использованы в систематике, и как черты, отражающие адаптацию организма к среде обитания.

Основным методом исследования у этологов являлось детальное и объективное изучение особенностей поведения животных в естественных условиях их существования. Логика исследований привела этологов к рассмотрению поведенческих актов не только под углом зрения сравнительной зоопсихологии, но и в аспекте микроэволюционных процессов в популяции. Поведенческие акты рассматриваются этологами как результат определенного процесса эволюции и одновременно как фактор, влияющий на протекание микроэволюции.

Сравнительно-психологический метод изучения поведения возник еще в прошлом столетии. Крупными представителями этого направления у нас в стране являются В. Вагнер, Н. Н. Ладыгина-Котс и А. Н. Промптов. Основная задача этого направления — сравнительная оценка поведения животных разных таксономических групп.

Естественно, что возникла настоятельная необходимость объединения и систематического изложения данных, полученных исследователями, принадлежащими к этим двум направлениям. Несмотря на очевидные огромные трудности в выполнении этой задачи, монографию Р. Хайнда следует признать очень ценным вкладом на пути к этому синтезу.

Можно было бы сделать упрек автору в том, что он недостаточно осветил современные достижения физиологии, в частности огромный материал, полученный школой И. П. Павлова, мало уделил внимания проблемам генетики поведения и не попытался дать исторический очерк науки о поведении животных. Однако каждая научная монография должна быть оценена по тому, что в ней имеется, а не по тому, чего в ней нет. В книге Р. Хайнда дано очень много, и она несомненно должна стать настольной книгой всех, кто занимается вопросами поведения животных или интересуется ими.

Проф. Л. В. Крушинский

ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ АВТОРА КО ВТОРОМУ АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Подготовка второго издания всего лишь через три года после выхода первого кажется делом довольно несложным. Но обширный новый материал, оказавшийся в нашем распоряжении, и неизбежная необходимость переосмыслить некоторые старые представления, потребовали основательной переработки каждой главы. Многие вопросы в этом издании я рассмотрел более подробно. Кроме того, добавлены новые разделы, расширены оглавление и указатель, увеличено число иллюстраций, а некоторые из них переработаны. Однако общий план книги остался прежним, и лишь глава об интеграции поведенческих актов перенесена в третью часть.

Роберт Хайнд

ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ АВТОРА К ПЕРВОМУ АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Тенденция к исчезновению старых границ между биологическими науками наиболее очевидна при изучении поведения животных. Проблемы, которые возникают в этой науке, не только дают общие темы для обсуждения психологам, зоологам, физиологам, анатомам, генетикам, экологам и специалистам во многих других областях, но и требуют совместных исследований. Поэтому поведение животных как предмет исследования не удается четко определить; те, кто его изучает, вносят свой вклад в развитие традиционных биологических дисциплин и в свою очередь полностью зависят от них.

В этой книге я предпринял попытку рассмотреть область, в которой перекрываются психология, физиология и этология. Термин *этология* объединяет в основном исследования, хотя и сильно различающиеся по проблематике, уровню анализа, используемым методам и теоретическим интерпретациям (если таковые вообще имеются), но характеризующиеся определенной общей направленностью, что, возможно, является более важным объединяющим фактором, чем любая частная теоретическая концепция. Эта направленность в значительной степени обусловлена зоологической подготовкой первых этологов. Например, они понимали, что поведение нельзя по-настоящему исследовать, не зная среды, к которой вид приспосабливался в процессе эволюции, и что вопросы, касающиеся эволюции и биологической функции различных форм поведения, в принципе столь же ценны и важны, как и вопросы относительно непосредственных причинных факторов.

На практике не имеет смысла жестко разграничивать интересы этологов и интересы физиологов и психологов. При изучении причинных факторов этологи ищут объяснения с помощью понятий и идей физиологии, а специалистов по сравнительной психологии издавна интересуют проблемы, над которыми работают этологи.

В последнее время стало очевидным, что соединение этологического подхода с детальным анализом, применяемым психологами (особенно при рассмотрении проблем обучения), принесет взаимную пользу обеим наукам. По этой причине (хотя, разумеется, всегда часть исследователей будет работать в традициях классической сравнительной психологии, а часть — заниматься классической этологией) термин *этология* часто расширяют с тем, чтобы охватить всю область общих интересов.

Поскольку эта общая проблематика включает главным образом вопросы, касающиеся причинных факторов и индивидуального развития поведения, рассмотрение этих вопросов и было моей главной задачей. Эволюция и функции поведения, представлявшие основной интерес для первых этологов — Хейнрота, Уитмена, Крэга и Лоренца — рассмотрены менее подробно. Хотя я полагаю, что при исследовании причинности поведения следует стремиться к объяснениям на физиологическом уровне, объем этой книги и недостаток моих собственных знаний не позволил мне, за немногими исключениями, детально рассмотреть нейрофизиологические механизмы. С другой стороны, я лишь коснулся вопросов общественной организации, иерархии и других проявлений индивидуального поведения в группе. Я был вынужден ограничиться только теми аспектами исследования обучения, которые легче всего сопоставить с этологическими наблюдениями, и совершенно не рассматривал генетики поведения. Там, где это было возможно, я пытался показать, каким образом рассматриваемая мною проблема связана со смежными областями, и давал ссылки на одну-две современные ключевые работы — для тех, кто хотел бы ознакомиться с данным вопросом подробнее.

В этих пределах я и собирал материал для книги, пользуясь в основном исследованиями поведения позвоночных, в меньшей степени исследованиями членистоногих и моллюсков и очень редко — более низкоорганизованных форм. Чем шире набор рассматриваемых видов, тем более разнообразные механизмы поведения удается выявить и, следовательно, тем поверхностнее обобщения, которые мы можем сделать.

Удовлетворительная во всех отношениях классификация материала оказалась невыполнимой задачей. Такие традиционные категории, как мотивация и восприятие или созревание и обучение, могут оказаться искусственными. Поскольку книга все же должна быть разделена на главы, я вынужден был часто прибегать к перекрестным

ссылкам на страницы. Книга разбита на четыре части. В первой обсуждаются общие вопросы методологии и теории. Во второй рассмотрены непосредственные причинные факторы поведения, а в третьей — его развитие. Вопросы эволюции и функции поведения, уже более сжато, обсуждаются в четвертой части.

Роберт Хайнд

Часть I

ЦЕЛИ И МЕТОДЫ

ГЛАВА 1

ВВЕДЕНИЕ

1.1. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Приступая к изучению поведения, мы неизбежно прибегаем к абстрагированию. Это необходимо прежде всего потому, что с помощью методов, которыми мы располагаем, невозможно исследовать уникальные явления,— а при достаточно точной оценке нам пришлось бы каждое явление, связанное с поведением, признать уникальным. Следовательно, практически мы вынуждены группировать поведенческие явления в классы на основании искусственно выделенных (с большей или меньшей степенью точности, в зависимости от поставленной задачи) особенностей, характерных более чем для одного явления.

Есть и другие причины, в силу которых мы не можем обойтись без абстрагирования. Одна из них заключается в том, что, изучая какой-то один аспект поведения, например гнездостроение, мы вынуждены выделять определенные виды активности, пренебрегая другими, протекающими одновременно. При этом остается проблемой степень взаимосвязи между различными совпадающими во времени видами активности. Если мы изучаем, как строит гнездо канарейка, то нас может нисколько не интересовать ее дыхание, однако если предметом изучения будут гнезда бойцовой рыбки *(Betta splendens)*, состоящие из воздушных пузырьков, то пренебречь ее дыханием мы не можем.

Далее, наши наблюдения по необходимости ограничены определенным промежутком времени. Однако любой изучаемый вид активности находится под влиянием других видов активности, непосредственно предшествующих ему во времени, например электрических или химических изменений в нервных волокнах или деятельности эндокринных желез. Эти виды активности могут быть также связаны с явлениями, протекающими одновременно с ними, но не служащими в данный момент объектом исследования. Необходимо учитывать и то, что все эти процессы и события происходят в связи с определенными структурами, имеющими свою онтогенетическую историю.

Если взглянуть на дело с точки зрения последствий тех видов активности, которые выбраны нами для изучения, то станет очевидным, что эти последствия выражаются в изменениях в организме, среде или и в том и в другом. Некоторые из них будут влиять на последующее поведение организма, другие будут для него безразличны, и в любом случае одни окажутся кратковременными, тогда как другие повлияют на шансы организма выжить и размножиться в данной среде. Эти-то важные последствия изучаемых поведенческих процессов через механизмы наследственности и естественного отбора могут оказать влияние на поведение будущих представителей вида.

Все это говорится не для того лишь, чтобы в очередной раз отметить сложность такого феномена, как поведение. Правильно сформулировать постановку проблемы мы сможем только тогда, когда уясним себе, что поведение состоит из сложного сплетения событий, протекающих во времени, и что исследование поведения включает как выбор интервала времени, так и отбор явлений в этом интервале. В свою очередь сами проблемы, на которых мы остановили выбор, предопределят, как нам описать поведение, что́ отобрать для анализа, а что отбросить.

1.2. ПРОБЛЕМЫ

Исследование поведения предполагает выявление связей между поведением и различными событиями и процессами, протекающими вне и внутри организма, которые предшествуют данному поведению, сопровождают его или же следуют за ним. Для удобства можно разделить возникающие при этом проблемы на три группы, которые, хотя и являются в теоретическом отношении самостоятельными, практически тесно связаны друг с другом.

Суть проблем первой группы состоит в установлении связи между изучаемыми явлениями и теми событиями или условиями, которые непосредственно предшествовали им. Обычно такого рода анализ называется «причинным анализом». Здесь мы можем смело использовать термин «причина» в его обыденном смысле, однако не должны упускать из виду, что временны́е связи могут быть самыми различными.

Для причинного анализа поведения нет какой-то определенной схемы, однако он всегда проводится в несколько этапов, и далеко не все из них удается осуществить даже при исследовании простейших случаев. Важным предварительным этапом подобного анализа является идентификация и классификация поведенческих актов (см. далее, разд. 2.2). Затем должны быть определены связи между поведенческими актами и предшествующими условиями, что приведет к выявлению «причинных факторов». Это могут быть или реальные факторы реальной окружающей среды, например различные раздражители, или постулированные переменные, связывающие эти факторы с поведением, или, наконец, сами поведенческие акты по отношению друг к другу. Если мы обнаружили, что определенная демонстрационная поза большой синицы всегда сочетается с такими формами поведения, как удары клювом, наносимые другой птице, то можем отнести наблюдаемые поведенческие акты к одной группе явлений (разд. 16.3), назвав все это, скажем, «агрессивным поведением». Если такую же реакцию вызывает у птицы ее собственное отражение в зеркале, то становится ясно, что здесь важны зрительные раздражители, природу которых и следует далее изучать (гл. 4—6). Если такое поведение легче всего вызвать в определенные сезоны или в определенные часы суток, то очевидно, что в данном случае немаловажную роль играют и внутренние факторы (гл. 8—14). Такой уровень описания может быть достаточным для предвидения и контроля поведения, во всяком случае в пределах определенного диапазона условий. Однако чтобы полностью понять поведение, требуется анализ на каждом структурном уровне — анализ не только определенных типов поведения животного, но и функционирования рецепторов и эффекторов, а также связывающих их нервных механизмов. Один из путей такого анализа следующий: сначала определить особенности, которыми должны были бы обладать нервно-мышечные механизмы, чтобы возникла изучаемая форма поведения, а затем попытаться выявить механизмы с такими свойствами в системе рецептор — нервная система — эффектор. Отсюда можно перейти (следуя той же схеме) к следующим этапам — нейронному, субнейронному и физико-химическому уровням анализа.

Вторая группа проблем также связана с анализом причин, но этот анализ предполагает более глубокое проникновение в прошлое. В процессе развития организма меняется поведение, и эти онтогенетические изменения поведения необходимо проанализировать и понять. Здесь нас интересуют следующие вопросы: как изменяется поведение, в какой степени эти изменения зависят от воздействий окружающей среды, каким образом эти воздействия вызывают соответствующие изменения? Поведение, изучаемое в любой определенный промежуток времени, находится под влиянием процессов развития, которые привели к возникновению существующей функциональной структуры животного, и в свою очередь влияет на дальнейшее изменение этой структуры. Таким образом, проблемы онтогенеза тесно связаны с

проблемами «непосредственных причин». В самом деле, различия между изменениями поведения в ходе развития организма и изменениями, происходящими от момента к моменту, весьма условны, хотя нам и удобно рассматривать длительные, в той или иной степени необратимые изменения и изменения сезонные или еще более кратковременные раздельно.

Процессы, изучаемые при анализе непосредственных причин, являются следствием процессов, изучаемых при анализе развития. Однако и они имеют свои следствия. Действительно, поскольку промежуток времени, выбранный для конкретного причинного анализа, имеет определенную длительность, более ранние события в этом промежутке могут влиять на последующие, и следствия поведения сами становятся причинами. Кроме того, непосредственные следствия данной формы поведения могут через посредство изменений в самом организме и в окружающей среде влиять на вероятность повторения этой формы поведения в последующие промежутки времени. Таким образом, проблемы причин и проблемы непосредственных следствий тесно связаны. Но следствия поведенческой активности могут иметь и более отдаленный эффект; например, они могут привести к изменению шансов организма на выживание и размножение. Так различия в поведении индивидуумов открывают путь для действия естественного отбора. Следовательно, здесь перед нами третья группа взаимосвязанных проблем причинного анализа. Но в этом случае речь идет о несравненно более долговременных следствиях поведения, чем те, которые мы рассматривали до сих пор. Теперь нас интересуют такие вопросы: каковы следствия каждой конкретной формы (паттерна) поведения и какие из них служат материалом для действия естественного отбора; как возникают видовые различия в поведении; какова природа и ход развития эволюционных изменений в поведении каждого вида; как поведение влияет на формирование нового вида? Экспериментальный подход к эволюции поведения обычно невозможен, однако в разработке этой проблемы удалось добиться значительного прогресса путем сравнительного исследования поведения (см. часть IV).

1.3. ГРАНИЦЫ ОБОБЩЕНИЙ

Мы перечислили проблемы, которые будем рассматривать. Чего можем мы при этом достичь? Применяя причинный анализ, мы сейчас только начинаем постигать некоторые из множества форм поведения у немногих видов и всего лишь на одном аналитическом уровне. О поведении же подавляющего большинства видов мы вообще ничего не знаем. Было бы большой самонадеянностью полагать, что, не считая некоторых ограниченных аспектов поведения, мы в состоянии сформулировать принципы, приложимые ко всем организмам, и именно научные принципы, а не простые трюизмы. Таким образом, мы сначала должны ограничить наши цели и попытаться выяснить, какие

объединяющие принципы, или обобщения, применимы внутри определенной области. Эти обобщения могут быть сравнительно поверхностными и относиться к широкому кругу явлений или видов или же они могут быть более глубокими и касаться лишь какого-то одного аспекта поведения одного животного. В большинстве работ, как правило, получают результаты, лежащие где-то между этими двумя крайними случаями, однако, поскольку обобщения, сделанные на основании одного подхода, могут быть частично проверены с помощью информации, полученной при использовании другого подхода, оба они необходимы и дополняют друг друга.

Разумеется, чем большей определенностью отличается утверждение, тем для более узкого круга явлений оно справедливо; поэтому, формулируя обобщение, следует оговаривать границы, в которых оно применимо. Например, утверждение, что «в сезон размножения большинство птиц защищают территорию от других особей того же вида и пола», верно для большинства самцов воробьиных, но, скажем, не для императорского пингвина *(Aptenodytes forsteri)*; положение «ритуал ухаживания возникает в результате конфликтных тенденций к несовместимым друг с другом формам поведения» применимо для описания поведения многих птиц и рыб, но, по-видимому, не годится, когда дело касается лягушек и жаб. Положение «песня самца зяблика привлекает самок, но отталкивает других самцов» справедливо только в том случае, если речь идет о сезоне размножения. Выводы, имеющие количественный характер, могут иметь ценность лишь для представителей какой-то одной линии вида, выращенных в данной лаборатории и подвергавшихся одним и тем же воздействиям до начала экспериментов.

1.4. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ПОДХОД

На определенном этапе исследования приходится формулировать положения, относящиеся более чем к одному виду: эти положения должны основываться на сравнительном изучении ряда видов. Однако сравнительный метод следует применять с осторожностью — близкое сходство между видами может оказаться лишь результатом параллельной эволюционной адаптации к сходным условиям и иметь совершенно различные причинные основы. Например, крылья птеродактилей, птиц и летучих мышей эволюционировали независимо друг от друга и представляют собой различные модификации примитивных передних конечностей, а раздалбливание семян у синиц *(Parus* spp.) и щеглов включает совершенно различные движения. Поэтому для того, чтобы обобщение было глубоким и обоснованным, начинать сравнение нужно с видов, считающихся близкородственными на основании других критериев, и только после этого переходить к более далеким видам (гл. 27 и 28). Сходство в поведении филогенетически далеких видов может на поверку оказаться лишь поверхностным (см., например, [2141]).

Проводимый таким образом сравнительный подход позволяет не только делать обобщения. Даже на начальной стадии избирательного описания знание поведения животных одного вида может оказаться полезным при исследовании родственных видов. Автор этой книги наверняка не заметил бы изредка встречающихся характерных поворотов во время брачной церемонии у зеленушки (*Chloris chloris*), если бы уже не был знаком с высокоритуализованной и потому хорошо заметной брачной церемонией с такими же движениями у близкородственных щеглов (*Carduelis carduelis*) [1047]. Наоборот, многие сложные формы поведения, выработавшиеся в течение длительной эволюции, легче понять, если начать изучение с форм относительно примитивных и неусложненных. Такое сравнение — единственный метод, пригодный для изучения эволюции поведения: происхождение многих демонстрационных поз было бы совершенно непонятно, если бы не было возможности исследовать их менее ритуализованные формы у близких видов [1562, 1566, 1567].

Сравнительное изучение позволяет выявить не только сходство, но, что не менее интересно и важно, также различия в поведении; и то и другое дает возможность по-новому осмыслить проблемы причинности, функциональной роли и эволюции поведения. Однако такие различия следует рассматривать с учетом биологии вида; например, оценки так называемого «интеллекта», полученные с помощью одного и того же теста для сильно различающихся видов, бессмысленны, если не принята во внимание биология этих видов [98, 2388].

1.5. УРОВНИ АНАЛИЗА; ПОВЕДЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЯ

Обычно мы начинаем анализ с поведенческого уровня. Если бы наша цель сводилась к прогнозированию поведения на основании предшествующих событий и условий, то, может быть, не было бы и надобности спускаться на физиологический уровень; соотнесение с механизмами, лежащими в основе поведения, не являлось бы тогда необходимым. Но и научившись в совершенстве предсказывать поведение, мы прошли бы только один этап на пути его полного изучения; другой этап — установление связей между закономерностями поведения и его физиологической организацией. Таким образом, гипотезы следует оценивать не только с точки зрения их значения на поведенческом уровне, но также по их применимости на более глубоких уровнях анализа.

В действительности теоретическую систему, которую не удается связать с физиологическими данными, вряд ли можно широко применить даже к исследованию поведения. Если провести параллель с физикой, то уместно вспомнить следующее замечание Тоулмина [2417]: «...большим достоинством хорошей модели является то, что она порождает дальнейшие вопросы, переносящие наши интересы за пределы феномена, с которого мы начали, и заставляет нас формулировать плодотворные гипотезы, приводящие к постановке новых экс-

периментов». Далее он пишет, что древнегреческая модель зрения, по которой зрительное восприятие уподобляется действию щупалец, и модели тепловых и гравитационных явлений, основанные на представлении о тепловом и гравитационном флюидах, не подводили к полезным вопросам, в то же время «модель света как материи в движении — хорошая модель не только потому, что дает вполне понятное объяснение схем геометрической оптики, но также и потому, что подводит к представлению о световых частицах и световых волнах как о чем-то движущемся или распространяющемся; эти представления оказались плодотворными». Конечно, подобно тому как объяснение образования тени в рамках волновой теории света сталкивается с многими трудностями, предсказание поведения на основе всей совокупности физиологических механизмов также было бы безнадежно сложным. Но любая модель поведения должна быть по меньшей мере совместима с физиологической моделью, а по возможности и «переводима» в такую модель. Таким образом, анализ, простирающийся до физиологического уровня, является желанной, но пока, как правило, недостижимой целью.

Однако «физиологизирование» — это не только наша отдаленная цель. Физиология всегда служит ценным источником информации для тех, кто изучает поведение. При психологических исследованиях нельзя игнорировать физиологические данные, которые могут подсказать весьма полезные концепции. Психологи, отказывающиеся от таких данных, рискуют пренебречь важным источником фактов для обоснования прогнозов поведения. Хотя первоначально при выборе элементов исследования на уровне поведения следует руководствоваться регулярностью их связей с другими переменными, такими, как раздражители и иные предшествующие условия, однако при этом неизбежно стремление к анализу поведения с помощью элементов, которыми может оперировать физиолог; учет современных физиологических данных может помочь выбрать правильное направление анализа [975].

При переходе от анализа на уровне поведения к анализу на физиологическом уровне возникает особая опасность — концепции, полезные на одной стадии анализа, могут приводить к путанице на другой. Классическим примером этого (позже мы встретимся и с другими) является концепция «побуждения» (drive), «мотива» (urge) или «стремления» (tendency), которая полезна на начальном уровне анализа, на уровне поведения, но может стать помехой на физиологическом уровне. Применяемые концепции должны соответствовать поставленной задаче, и необходимо знать их ограничения.

1.6. ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛЕЙ

Перебросить мост между поведением и физиологией часто помогают модели. Модели, использованные в данной книге, это «функциональные схемы, построенные с целью иллюстрировать определенные при-

чинные связи»; они «совершенно абстрактны, хотя выводы, сделанные на их основе, конкретны и поддаются экспериментальной проверке» [1118]. Эти модели служат просто для того, чтобы выяснить, какую работу должны выполнять физиологические структуры, и показать физиологу, что́, собственно, он должен искать (см. также [1048, 1057]).

1.7. ВЫВОДЫ

1. Исследование поведения подразумевает отбор элементов из сложного сплетения явлений во времени.

2. Исследование поведения включает три основные группы проблем, связанных с непосредственными причинами поведения, его онтогенезом, а также с функциональными и эволюционными аспектами поведения.

3. При современном уровне знаний в области поведения целесообразно ставить достаточно узкие задачи, пытаясь выяснить принципы, действующие в какой-то специфической области. При этом необходимы как «поверхностные» обобщения, применимые к широкому кругу явлений, так и более точные, определенные выводы, справедливые для небольшой группы явлений. Те и другие взаимно дополняют друг друга.

4. Обобщения, справедливые более чем для одного вида, должны быть обоснованы сравнительным исследованием. Такое исследование дает ценный материал и для анализа эволюции поведения.

5. Физиологические данные могут помочь при анализе поведения, и следует стремиться к разработке гипотез, совместимых с накопленной физиологической информацией.

6. Применение моделей, указывающих на характер соответствующих причинных связей, может помочь при анализе поведения.

ГЛАВА 2

ОПИСАНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Первоначальной, описательной фазой в исследовании поведения часто пренебрегали. Это в первую очередь относится к тем, кто в своих методах подражал методам классической физики. Однако первые физики, как правило, изучали повседневные, всем хорошо знакомые явления — радугу, плывущую лодку, тающий лед (вспомните знаменитое «падающее яблоко» Ньютона). В биологии же, прежде чем стало возможным ее развитие, потребовалась предварительная работа многих поколений таксономистов и систематиков. Задача таксономиста состоит в классификации почти беспредельного разнообразия живых организмов и их разделении на легко распознаваемые группы, в описании этих групп на основе достоверных отличительных признаков и в установлении различий между ними. Подобным же образом единый сложный «поток поведения» необходимо описать и разбить на элементы, поддающиеся изучению. Эти элементы в свою очередь должны быть объединены в группы в соответствии с их общими свойствами. Поскольку нет таких двух элементов, которые были бы идентичны по всем свойствам, разбиение на группы зависит от выделения общих характерных признаков [1584].

2.1. МЕТОДЫ ОПИСАНИЯ

На практике для описания поведения применяются два метода. Один метод в конечном итоге учитывает силу, амплитуду и организацию мышечных сокращений (или же активность желез, или изменение каких-либо других физиологических отправлений организма). Другой метод учитывает не сами изменения, а их последствия. Различие между этими двумя методами подразумевает не разграничение типов поведения, подобно противопоставлению «молекулярного» и «молярного» уровней, часто используемому специалистами по обучению, а разграничение критериев описания поведения. Выбранный подход к описанию может в значительной мере повлиять на весь ход последующего анализа.

При использовании первого метода часто ограничиваются описанием характера движений конечностей или тела, поскольку полное описание не только трудно выполнимо, но было бы также излишне сложным и громоздким. К этому типу описания относятся такие термины, как «коленный рефлекс», «положительная поддерживающая реакция» и «поза сна». Разумеется, степень точности, необходимая при описании, зависит от характера предпринимаемого анализа.

Проводя классификацию на основе подобного рода описаний, мы группируем вместе сходные пространственно-временные паттерны мышечных сокращений, но классификация будет при этом зависеть только от каких-то выбранных нами характеристик, тогда как другие мы отбрасываем. Выбор используемых характеристик должен, конечно, иметь объективное обоснование, но следует принять во внимание, что изменчивость двигательных актов не обязательно сопряжена с соответствующей изменчивостью механизмов. Кроме того, сами критерии описания могут сильно различаться по сложности. Так, приседание птиц можно охарактеризовать просто по степени сгибания тарзального сустава. «Покачивание хвостом» — более сложный элемент, включающий в себя определенно организованную во времени последовательность сокращений различных мышц. Брачная церемония еще сложнее, она может состоять из нескольких различных пространственно-временных паттернов, проявляющихся одновременно или последовательно. В таких случаях выбор критерия описания еще больше осложняется в связи с тем, что при низкой интенсивности реакций некоторые компоненты поведения исчезают. Обычно на практике дают описание форм поведения с низкой и высокой интенсивностью и указывают промежуточные варианты. Такой подход в общем можно сравнить с методом, применяемым в таксономии в тех случаях, когда видовые признаки постепенно меняются в пределах ареала. Однако при этом часто описывают только редкие крайние формы.

Второй метод описания поведения может быть назван «описанием по последствиям». Выражения «сбор гнездового материала», «нажатие на рычаг» или «приближение» подразумевают не специфические формы организации мышечных сокращений, а относятся ко всем элементам поведения, которые приводят (или могли бы привести — здесь уже появляется некоторая неопределенность) к определенному результату. Такое описание обычно используется, если поведение включает ориентацию по отношению к окружающим предметам или если двигательные акты, приводящие к одинаковому результату, сами по себе различны. Этот метод особенно часто используется при описании поискового (appetitive) поведения.

Такого рода подход имеет ряд преимуществ. Во-первых, при этом с помощью краткого описания удается охватить множество двигательных паттернов, каждый из которых сам по себе изменчив. Например, термин «приближение» распространяется на все случаи, когда животное подходит шагом, прыжками, подлетает или подкрадывается; следовательно, это своего рода система краткой и ускоренной записи наблюдений. Таким образом, каждый класс поведенческих реакций, охарактеризованный «по результатам», можно расчленить далее, выделив более мелкие группы, характеризуемые «внешним описанием». Обычно в пределах данного класса реакций удается различить многочисленные формы, однако иногда их число поразительно ограничено. Например, серый гусь *(Anser anser)* ис-

пользует лишь один способ для возвращения выкатившихся из гнезда яиц: направленными движениями клюва он пытается вновь закатить их под себя. Несмотря на неэффективность таких действий, птица никогда не пытается использовать явно более удобные для этой цели перепончатые лапы или крылья (рис. 1).

Во-вторых, метод описания по последствиям часто позволяет описывать элементы поведения по объективно определяемым изменениям в окружении, и, таким образом, этот метод относительно свободен от неточностей наблюдения. Принесла или не принесла канарейка травинки в гнездо, нажала или нет крыса на рычаг, замыкающий контакт микровыключателя,— все это бесспорные действия, которые наблюдатель может четко отметить.



Рис. 1. Серый гусь, возвращающий яйцо в гнездо [2388].

Третье преимущество метода описания по последствиям состоит в том, что он привлекает внимание к основным свойствам поведения, которые могут не проявиться при внешнем описании движений, например на ориентацию относительно окружающих объектов или реактивность на внешние стимулы. Так, движения большой синицы *(Parus major)*, когда она раздалбливает семена, почти идентичны ее движениям при атаке на соперника; эти движения различаются лишь скоростью, однако направлены они на совершенно разные объекты [286]. Поведение животного может в корне изменяться (например, от одного типа поискового поведения к другому) и при этом изменения в характере движений будут совсем незначительными, и наоборот, радикальные изменения организации мышечных сокращений (например, переход от полета к ходьбе) могут не иметь существенного значения для конечного результата. Таким образом, описание по последствиям часто совершенно необходимо для полного понимания поведения.

Конечно, описание с точки зрения последствий применимо не всегда. Так, вряд ли разумно описывать изменения в среде, вызванные характерной позой, в которой .животное спит. Более того, описание такого рода таит в себе некоторую опасность. Во-первых, способ описания данной категории поведения может оказать сущест-

венное влияние на последующие гипотезы; например, про одно и то же действие мы можем сказать, «что животное проникает в целевой отсек» или что оно «покидает коридор лабиринта».

Во-вторых, как подчеркнули Мак-Коркодейл и Мил [1584], такие описания допускают слишком широкое толкование. Утверждение, что «крыса обучилась нажимать на рычаг», можно понять и как простое описание, но его можно также слишком широко истолковать как указание на существование реципрокных связей между различными поведенческими актами, с помощью которых животное могло бы нажать на рычаг, так что уменьшение частоты одного действия сопровождается компенсирующим увеличением частоты другого. Быть может, так оно и есть, но этого нельзя вывести из первоначального описательного утверждения. Как мы видели на примере реакции закатывания яиц, число типов альтернативных реакций, используемых для достижения данной цели, может быть очень ограничено.

Какой бы способ описания мы ни применили, мы неизбежно должны будем отбросить часть данных и произвести отбор (условный, интуитивный или рациональный) свойств, подлежащих изучению. Как только мы отходим от первоначальной кинематографической регистрации поведения, мы сразу же начинаем отсеивать информацию. Но именно потому, что описание и классификация предполагают отсев данных и выбор критериев, всегда существует опасность, что будут отброшены какие-то важные данные, отобранные же элементы окажутся непригодными — слишком малыми или слишком крупными для решения поставленной задачи. Например, описание репродуктивного поведения исходя из «материнского» или «полового» не годится для правильного анализа контролирующих его раздражителей [2388]. Аналогичным образом объяснение использования приматами орудий, которое обычно описывается как инсайт, сильно облегчаётся исследованием компонентов этого поведения [2118].

С другой стороны, недостаточный отсев данных может привести к безнадежной путанице подробностей и к отвлечению от сущности проблемы. Так, любая попытка точно описать последовательность мышечных сокращений дерущейся птицы, когда она бьет клювом противника, была бы затруднительна из-за изменчивости исходных поз и относительных положений сражающихся; здесь правильнее применить метод описания по последствиям.

Таким образом, эти два типа описания не всегда альтернативны. Описание на основе характера мышечных сокращений в одних случаях не подходит из-за сложности данных, которые мы при этом получаем, а в других — потому, что эти данные нельзя подразделить на группы, обладающие объективной ценностью. Во многих случаях неприменимо описание по последствиям. Иногда же, например при описании демонстраций угрозы или ухаживания у птиц, включающих как весьма стереотипные двигательные акты, так и ориентацию относительно окружающих предметов, следует использовать оба метода.

2.2. КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПОВ ПОВЕДЕНИЯ

Выделение различных форм поведения позволяет объединять их на основе общих особенностей и таким образом относить к тем или иным общим типам поведения. Эти типы поведения можно определять, исходя из того, что они включают либо действия, характер которых изменяется лишь в каких-то определенных пределах, либо действия, приводящие к какому-то общему результату. Однако простое перечисление типов поведения не имеет особой ценности, пока они не будут классифицированы по группам. Классификация основывается на определенных критериях, и в принципе число критериев, которые можно было бы выбрать, бесконечно. Они могут быть связаны с общими особенностями движения, или с потреблением кислорода, необходимым для выполнения этого движения, или с последствиями данного поведения. На практике мы выбираем критерии, подходящие для той частной проблемы, которую мы рассматриваем. Следует упомянуть три рода критериев, имеющих для нас особую ценность.

Классификация по непосредственным причинам

Типы поведения, обнаруженные у животных, могут быть сгруппированы согласно причинным факторам; при этом те виды активности, которые определяются одними и теми же причинными факторами, объединяются в одну группу. Так, все виды активности, частота или интенсивность которых достоверно повышается под действием мужского полового гормона, можно объединить и обозначить как «половое поведение самца». Подобно этому все виды активности, связанные с комплексом раздражителей в ситуации «самец — соперник», могут быть описаны как «агонистическое поведение». Этот тип классификации необходим для исследования поведения животных, и его удобно применять на практике. Однако здесь есть и некоторые трудности. Чтобы определить, связаны ли те или иные формы поведения общим причинным фактором, применяют два метода. Первый из них состоит в том, чтобы определить, повышается ли частота обоих типов поведения в присутствии этого фактора. Второй метод удобен в тех случаях, когда причинный фактор не удается выделить. Этот метод основан на исследовании временны́х корреляций между появлением различных видов активности: те виды активности, которые постоянно появляются вместе, вероятно, связаны и причинно (разд. 16.3). Однако в любом случае положительный результат не обязательно означает прямое действие какого-либо фактора на оба вида активности (разд. 25.1). Точно так же если данная форма поведения не появляется при введении фактора, то это не означает, что фактор не влияет на него; возможно, для проявления изучаемой формы поведения нужны какие-то дополнительные факторы (обсуждение трудностей, встречающихся при анализе простых причинных связей, см. в работе Хансона [919]).

Функциональная классификация

Виды активности можно также классифицировать по их адаптивному (в эволюционном смысле) значению. «Угроза», «ухаживание», «охота» относятся к категориям именно этого типа. Употребление этих терминов аналогично употреблению морфологами таких терминов, как, скажем, «ноги» или «глаза». Данная структура классифицируется как «нога», потому что обладает соответствующими функциями (при этом вовсе не подразумевается, что, например, ноги членистоногих и позвоночных имеют эволюционную или онтогенетическую связь). Сходным структурам, обладающим другими функциями, даются другие названия (например, ногочелюсти у насекомых).

На практике в тех случаях, когда рассматривается какой-либо один вид, функциональная классификация поведения часто соответствует причинной. С точки зрения эволюции это нетрудно понять: если функционально связанные виды активности имеют общие причинные факторы, то механизмы, лежащие в основе адаптивного поведения, могут быть значительно более простыми, чем в случае, если разные причинные факторы случайным образом распределены среди функциональных групп. В силу этого иногда используют термины с функциональным значением (например, «половое поведение» или «родительское поведение»), чтобы отнести ту или иную активность к категории, определяемой также и по причинным факторам. Однако, хотя функциональная классификация обычно служит хорошим указателем причинных связей, дело далеко не всегда обстоит так просто. Например, Бир [215] показал, что категории поведения обыкновенных чаек (*Larus ridibundus*) в начале сезона размножения, выделенные на причинной основе, не совпадают с категориями, определенными на основе функционального подхода; в частности, «побочное строительство» [1] имеет больше общих причинных факторов с активностью, функционально связанной с насиживанием, чем с активностью, связанной с гнездостроением. Другой пример: в отношении многих животных совершенно неоправданно говорить о «репродуктивном поведении» как о причинной категории, поскольку половое и родительское поведение зависят от совершенно различных причинных факторов. Причинной классификации должен предшествовать соответствующий анализ, если мы не хотим спутать функциональную и причинную категории. Далее, один и тот же двигательный акт может в разных ситуациях иметь разные функции. Так, Бич [190] отмечает, что назвать эрекцию у недельного щенка половым поведением только потому, что у взрослых самцов эрекция происходит во время спаривания, столь же нелепо, как отождествить мочеиспускание у неполовозрелого самца с маркировкой территории. Еще большая осторожность нужна при обобщении наблюдений, сделанных над раз-

[1] Здесь имеется в виду, что чайки часто начинают строить новое гнездо или просто делать «строительные» движения после того, как основное гнездо построено и яйца уже отложены.— *Прим. перев.*

ными видами, поскольку одна и та же функциональная категория (например, ухаживание) может иметь совершенно различные причинные основы у разных животных [2389, 2390, 2395]. В функциональные категории часто включают формы поведения неродственных видов. Примерами таких категорий являются «территориальное» и «миграционное» поведение. Это вполне оправданно до тех пор, пока такие категории используются только для исследования функций. Однако здесь также необходима осторожность, так как почти идентичные элементы поведения могут иметь разные функции у разных видов.

Классификация по происхождению

Здесь следует различать две совершенно различные системы.

Классификация по общим предковым формам. В этом случае формы поведения, которые, по-видимому, имеют общее происхождение, группируют вместе. Метод широко используется при исследовании эволюции поведения, особенно эволюции так называемых «фиксированных последовательностей движений». Основным критерием подобной группировки служит сходство в паттерне мышечных сокращений, но, как и в систематике, здесь следует учитывать возможность конвергенции, дивергенции и т. п. Эта классификация основана на сравнительном изучении близкородственных видов (гл. 27).

Классификация по способу приобретения. Основой этой классификации является характер изменений поведенческого акта в процессе индивидуального развития или эволюции. «Приобретенное в результате научения» и «ритуализованное» поведение — примеры категорий, используемых в этой системе классификации.

Независимость систем классификации

Хотя системы классификации, о которых мы говорили в этом разделе, в основном независимы, здесь всегда возможна путаница. Как мы уже видели, функциональные и причинные категории часто перекрываются и смешать их очень легко. Это особенно опасно, когда функциональные категории вводятся всего-навсего как описательные обобщения. Например, при выделении инстинктов «самосохранения» и «размножения», во-первых, смешиваются функциональные и причинные категории, а во-вторых, подразумевается, что есть нечто причинно общее между поведенческими явлениями одной категории, например между кормлением и чисткой оперения или гнездостроением и выкармливанием потомства. Подобным же образом, хотя некоторые авторы объединяют в одну группу «комфортных движений» *(comfort movements)* такие поведенческие акты, как почесывание, потягивание и встряхивание, было показано [2522], что совершаются эти акты независимо друг от друга.

2.3. ВЫВОДЫ

1. Поведение можно описать и разбить на категории либо исходя из характера пространственно-временных паттернов мышечных сокращений, либо на основании результатов поведения.

2. Теоретически число систем классификации типов поведения неограниченно. Три такие системы, успешно применяемые на практике, основаны на общности причинных факторов, общности функциональных следствий и общности происхождения (в онтогенезе или филогенезе) или способа приобретения тех или иных поведенческих актов. Системы классификации, основанные на разных типах критериев, должны рассматриваться как независимые.

Часть II

ИЗУЧЕНИЕ ПРИЧИННЫХ СВЯЗЕЙ

ГЛАВА 3

РЕГУЛЯЦИЯ ДВИЖЕНИЙ

Мы уже видели, что движения животных можно описать двумя способами: по пространственно-временно́й организации мышечных сокращений, составляющих эти движения, и по их результатам. В этой главе мы намерены рассмотреть, какими способами контролируется выработка различных типов движений. Известно, что любое движение состоит из ряда мышечных сокращений, характерным образом связанных друг с другом. Возникает вопрос, определяется ли временна́я организация сокращений с самого начала в центральной нервной системе или же она устанавливается с помощью периферических раздражителей, возникающих в результате предшествующих фаз движения. В тех случаях, когда движение определяется на основании того, как оно сказывается на окружении, т. е. по результатам, более точно, чем на основании характерной последовательности мышечных сокращений, можно предположить, что раздражители, поступающие из окружающей среды, участвуют в его регуляции. Однако когда движение само по себе достаточно стереотипно, вопрос остается открытым, поскольку даже если не играют никакой роли внешние раздражители, то порядок и сила мышечных сокращений могут контролироваться за счет проприоцептивной обратной связи.

Таким образом, имеется три возможных типа факторов, определяющих характер сложных движений: внешние раздражители (а в

случае движений, направленных к собственному телу животного, также раздражители с поверхности тела), проприоцептивные стимулы и, наконец, координирующие механизмы в самой центральной нервной системе. Любой конкретный тип движений, вероятно, связан более чем с одним типом факторов, и первая наша задача состоит в том, чтобы выделить действие каждого из них.

3.1. ФИКСИРОВАННЫЕ (СТЕРЕОТИПНЫЕ) ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ДВИЖЕНИЙ

Существуют движения, характер которых, по-видимому, не зависит от внешних раздражителей, хотя вызываются они в первую очередь именно этими раздражителями. Самка канарейки особыми «ткацкими» движениями проталкивает свободно свисающие полоски материала в стенки своего гнезда. Если птице не предоставить ни места для гнезда, ни гнездового материала, то она часто делает эти движения «вхолостую», сидя на дне клетки. По своему характеру эти ее движения почти не отличаются от тех, которые она делает в нормальной ситуации, а это означает, что раздражители, получаемые от гнезда или гнездового материала, вероятно, играют небольшую роль в регуляции этих движений. У самки зяблика поза «выпрашивания» (лапки согнуты, голова отведена назад, хвост поднят и крылья быстро трепещут) (рис. 2) удивительно постоянна. Хотя в этом движении принимают участие многие мышцы, последовательность их сокращений варьирует незначительно, и, таким образом, они видимо, не подвержены непосредственному внешнему контролю.

Подобные движения часто называют фиксированными (стереотипными) последовательностями движений (fixed action patterns). Каждое такое движение, хотя оно и может состоять из довольно сложных пространственно-временных паттернов мышечных сокращений, нельзя расчленить на последовательные реакции, зависящие от качественно различных внешних раздражителей [1562, 1563, 2386]. Поскольку такие движения зависят от внешних факторов только в момент, когда те вызывают их, они могут различаться только по степени законченности, но не по связи между их элементами.

Степень сгибания лапок, высота поднятия хвоста и быстрота движений крыльев у самки зяблика в позе «выпрашивания» могут сильно варьировать, но соотношение интенсивностей каждого движения остается приблизительно постоянным. В некоторых же случаях не отмечается даже изменений интенсивности всего двигательного акта в целом. Так, продолжительность демонстрационного «броска головой» («head-throw» display) у обыкновенного гоголя удивительно постоянна: в среднем она составляет 1,29 с при стандартной ошибке всего ±0,08 с [504]. Такое постоянство, как мы увидим позже (гл. 16 и 27), особенно характерно для «сигнальных» движений, с помощью которых осуществляются внутривидовые коммуникации, хотя не

всем сигнальным движениям свойственна такая поразительная константность.

Поскольку все разнообразие природных явлений нельзя разложить по полочкам, в биологии концепции, оказавшиеся полезными на

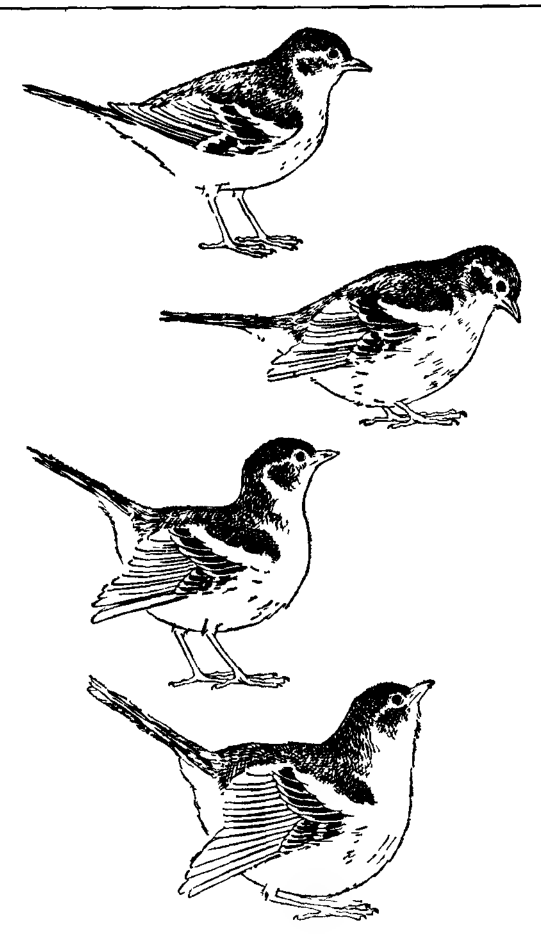


Рис. 2. Поза «выпрашивания», принимаемая самкой зяблика во время спаривания (четыре разные степени интенсивности позы).

каком-то определенном уровне анализа, никогда не следует возводить в абсолют. Это справедливо и для концепции фиксированных последовательностей движений. Этот термин нуждается в некоторых дополнительных пояснениях. Во-первых, он определяется только исходя из положения, что внешние раздражители не принимают учас-

тия в контроле формы движения. Однако, хотя многие изученные стереотипные действия и в самом деле довольно постоянны по форме, такое постоянство не является их определяющей характеристикой. К сожалению, пока проведено очень мало исследований, в которых оценивалась бы изменчивость формы двигательного акта у одного индивидуума (см., однако, [900, 1199, 2213]). Кроме того (ниже мы рассмотрим этот вопрос подробнее), во многих случаях движения вызываются одной группой раздражителей, тогда как их ориентация определяется другими раздражителями и постоянство формы может проявляться только тогда, когда последняя группа раздражителей остается неизменной. В любом случае стереотипность — явление весьма относительное, так что стереотипные движения по своему разнообразию образуют постепенный переход к движениям, подчиненным более сложному контролю [131, 363].

Но иногда важно именно постоянство временнóго паттерна. В некоторых случаях ситуация с одним-единственным раздражителем (например, ситуация с соперником) может вызвать несколько реакций (например, атаку, угрозу, бегство), не зависящих от качественно различных особенностей раздражителя. Если порядок, в котором проявляются эти элементы поведения, изменчив, то, разумеется, нельзя определять всю эту группу реакций как фиксированную последовательность, хотя все они вызываются одними и теми же особенностями раздражителя. Тем не менее такой подход может оказаться полезным для описания отдельных реакций.

Далее следует отметить еще один момент, касающийся развития фиксированных последовательностей. Форма, в которой они проявляются, обычно считается «врожденной», или «видоспецифичной». Трудности, возникающие при употреблении в данном случае термина «врожденный», будут рассмотрены в гл. 18. Многие стереотипные действия, изученные этологами, действительно являются характерными признаками определенных таксонов, однако это не вытекает из определения стереотипных действий; с таким же успехом они могут быть характерными особенностями индивидуумов.

Даже если в определении фиксированных последовательностей движений ограничиться одной-единственной характеристикой, соответствующей первоначальному определению, что форма проявления вызванной фиксированной последовательности не зависит от внешних раздражителей, то и тогда движения, отвечающие и не отвечающие этому критерию, различить гораздо труднее, чем это кажется на первый взгляд. Об этом свидетельствуют факты, приведенные в конце главы. Однако вопреки всем этим трудностям и несмотря на то, что движения часто относят к категории фиксированных последовательностей чисто интуитивно, даже если характер их зависимости от раздражителей экспериментально не установлен, эта модель оказалась весьма полезной в исследовании поведения; ценность ее, как и всех подобных категорий, определяется, разумеется, поставленной задачей.

Каждое животное обладает своим репертуаром фиксированных последовательностей и весьма ограниченной способностью к развитию новых. Ограничения могут определяться возможностями эффекторов и биомеханикой тела: голосовой аппарат певчей птицы непригоден для воспроизведения некоторых звуков, а строение тела гиппопотама делает физически невозможным хождение на двух ногах. Помимо этих, существуют еще ограничения, накладываемые особенностями нервной системы. Мы уже упоминали о том, что серый гусь и многие другие птицы, гнездящиеся на земле, возвращают яйца, выкатившиеся из гнезда. При этом птица встает, выгибает шею и легкими движениями клюва из стороны в сторону направляет яйцо в гнездо, не давая ему откатиться (рис. 1). В целом действия эти довольно неуклюжи, яйцо часто откатывается от узкой нижней стороны клюва, и гораздо эффективнее были бы в данном случае крыло или лапы. Тем не менее не известно ни одного примера, когда птица применила бы новое движение для закатывания яиц [1574, 2390]. В таких случаях, как мы увидим ниже (гл. 27), двигательные акты, подобно морфологическим признакам, можно использовать как критерий филогенетических связей. В то же время, скажем, в брачной церемонии самца зяблика имеются элементы, характерные только для этого вида и отсутствующие у остальных вьюрков, а у каждого вида певчих птиц формируется своя особая песня. Наконец, и у отдельных особей могут развиться свои собственные стереотипные движения, что, в частности, хорошо заметно у животных в неволе, у которых в результате обеднения среды часто развиваются тики (гл. 19 и 22).

3.2. ОРИЕНТАЦИЯ ФИКСИРОВАННЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДВИЖЕНИЙ

По определению форма фиксированной последовательности движений не зависит от внешних факторов. Однако мы часто наблюдаем паттерны мышечных сокращений, которые, хотя и имеют заметное сходство в различных ситуациях, все же изменяются под влиянием внешних раздражителей. Эти изменения обычно связаны с ориентацией движения, и часто оказывается возможным отделить раздражители, ответственные за ориентацию, от раздражителей, вызывающих саму фиксированную форму поведения. Так, в реакции закатывания яйца у серого гуся движения клювом из стороны в сторону непрерывно корректируются внешними раздражителями, возникающими при отклонении яйца от прямолинейного движения. Если яйцо удалить или заменить цилиндром, который катится прямо, то эти боковые движения клювом исчезнут. Но уже начатое прямое движение клюва, направляющее яйцо к гнезду, не зависит от дальнейших внешних раздражителей: если в самом начале движения убрать яйцо, то движение тем не менее завершится, словно ничего не изменилось. Таким образом, в этом комплексе только прямое движение клюва к

груди не зависит от дальнейших внешних раздражителей, коль скоро оно уже вызвано, и только оно и является стереотипным [1574].

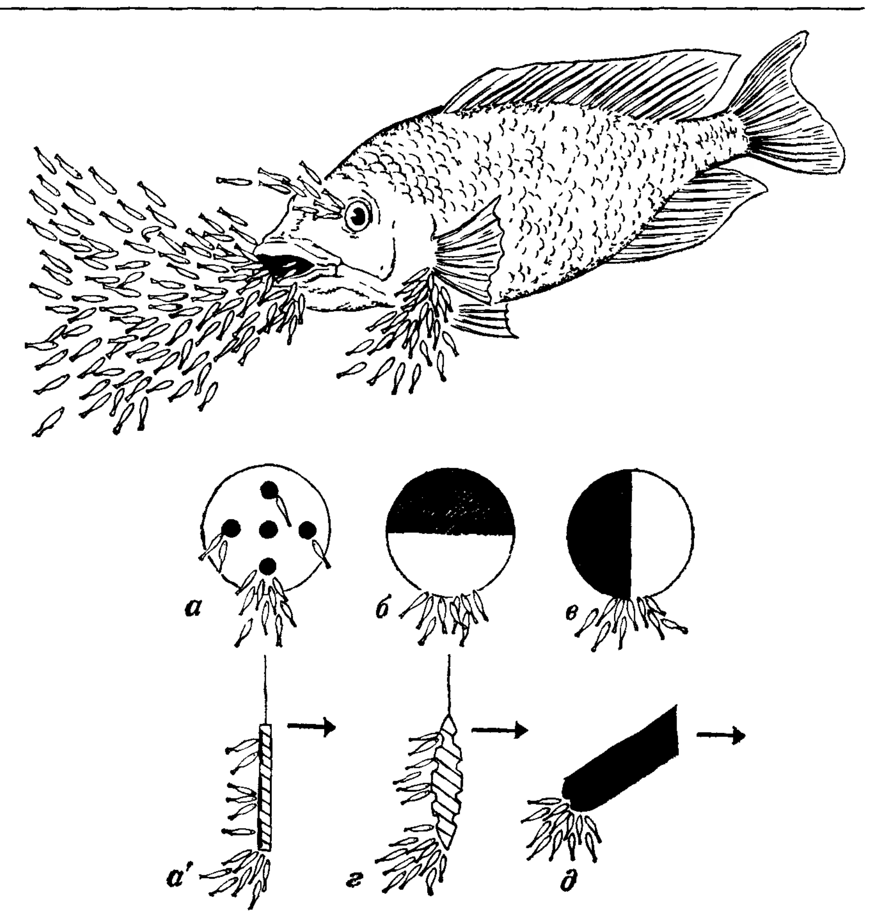


Рис. 3. Эксперименты с моделями, позволяющие выявить раздражители, направляющие движение мальков в рот самки *Tilapia mossambica* [100].

Модели *а*, *б* и *в* представляют собой плоские диски (*а'* — поперечное сечение), *г* — диск с углублениями, *д* — черная пробирка с отверстием в дне. Мальков привлекает нижняя сторона объектов (*а*, *б*, *в*, *г*, *д*), но это происходит не потому, что она темнее (*б*, *в*). Кроме того, мальков привлекают черные пятна (*а*, *а'*), а отверстия мальки находят, многократно тыкаясь в поверхность модели (*г*, *д*).

Крик тревоги (alarm call), издаваемый зябликами при появлении пернатого хищника, заставляет других представителей вида тут же лететь в укрытие. Однако было показано, что крик тревоги вызывает только сам полет, направление же полета определяется раздражите-

лями от ближайшего подходящего укрытия [1649]. Подобный случай был детально проанализирован Берендсом [100]. Реакция тревоги у мальков цихлидовой рыбы *Tilapia mossambica*, инкубирующей потомство во рту, вызывается приближением большого предмета или движением воды. Однако направление их бегства определяется раздражителями, поступающими от самки. Некоторые эксперименты для определения природы этих раздражителей иллюстрированы на рис. 3. Мальки направляются к нижней части муляжа и к темным

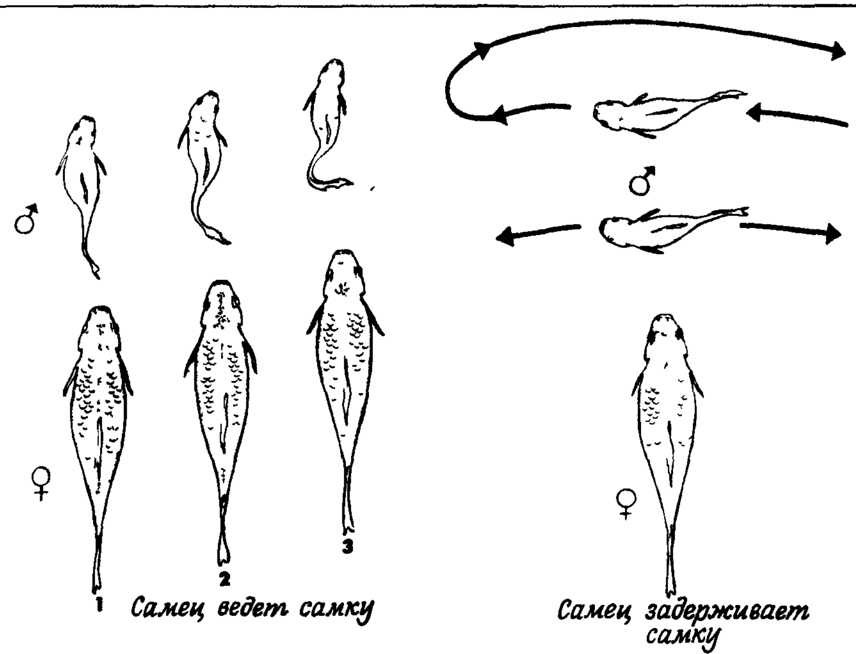


Рис. 4. Сигмоидная поза самца гуппи (*Lebistes reticulatus*) [109].

Слева — тела самца и самки ориентированы вдоль одной линии (самец уводит самку от стаи 1—3) *Справа* — поперечная ориентация тел самца и самки (самец «задерживает» самку)

пятнам на нем. Многократно тыкаясь в муляж, они находят на его поверхности отверстия. В результате таких же действий мальки отыскивают путь в рот самки.

В рассмотренных случаях фиксированная последовательность движений связана с внешними раздражителями одним определенным способом, но во многих других случаях ориентация стереотипных действий может быть различной. Самец гуппи (*Lebistes reticulatus*) при ухаживании за самкой принимает «сигмоидную позу». Это движение появляется во время ухаживания дважды: когда самец уводит самку от стаи (при этом тела их располагаются вдоль одной линии) и при «задерживании» (тело самца ориентировано под прямым

углом к самке, причем он находится непосредственно перед ней, чтобы воспрепятствовать ее движению вперед) (рис. 4). По форме эта фиксированная последовательность движений в обоих случаях одинакова, но различается по ориентации [109].

Конечно, выделить «вызывающие» и «ориентирующие» раздражители можно далеко не во всех стереотипных движениях. В некоторых из них ориентационный компонент полностью отсутствует (примерами являются акты глотания и эйякуляции), в других одни и те же раздражители и вызывают, и направляют движение, а в третьих эти раздражители различны, но слишком тесно связаны в своем действии, чтобы их можно было разделить. Далее в этой главе мы будем говорить о проблеме интеграции таких движений, но сначала мы должны рассмотреть относительную роль центральных и периферических факторов в регуляции некоторых фиксированных последовательностей движений.

3.3. КООРДИНАЦИЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДВИЖЕНИЙ

Паттерны центрального происхождения

Некоторые сложные движения могут быть вызваны различными внешними стимулами или просто электрическим раздражением участков центральной нервной системы (см., например, [15, 1033, 1120, 1172, 2195]). В таких случаях (см. рис. 103) форма движения не может быть продиктована ни вызывающими движение раздражителями, ни биомеханикой или физиологией мускулатуры (ср. Уилсон и Уимен [2621]). Здесь мы рассмотрим два возможных случая в качестве крайних вариантов.

Порядок сокращения мышц может определяться только свойствами центральных нервных механизмов, лежащих в основе движения, так что, раз начавшись, движение не будет зависеть ни от внутренних, ни от внешних сенсорных стимулов. Альтернативная возможность заключается в том, что мышечные сокращения с помощью обратной связи активируются более ранними мышечными сокращениями и, таким образом, характер движения находится под непрерывным сенсорным контролем. Даже стереотипные действия, т. е. такие, в которых «включенная» последовательность мышечных сокращений, по определению, не зависит в дальнейшем от внешнего контроля, могут зависеть от проприоцептивной обратной связи.

В любом случае первая фаза реакции должна быть центрально детерминирована; альтернативную возможность, что эти стереотипные движения всегда начинаются со случайного движения, которое затем корректируется проприоцептивно, можно отбросить [1147]. Таким образом, основной вопрос в том, зависит ли развитие последовательности движений от афферентного влияния отдельных ее фаз. Чтобы решить эту проблему экспериментально, нужно сравнить характер движения или импульсы, идущие по двигательным нервам,

в двух ситуациях: когда сенсорные сигналы от ранних фаз движения поступают в центральную нервную систему и когда этого не происходит. По очевидным причинам особенно удобны для такого анализа ритмические движения. При этом ставится вопрос: сохраняется ли ритмический характер движения при отсутствии обратной связи от периферии?

Одна из самых простых и хорошо изученных в этом отношении систем — сердечный ганглий десятиногих ракообразных, который содержит всего девять нейронов (рис. 5). Электрические разряды,

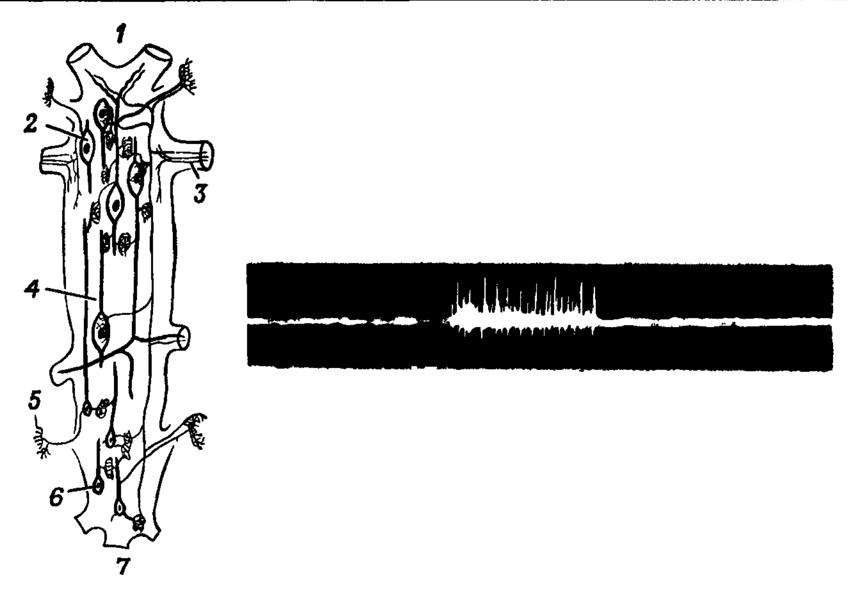


Рис. 5. Сердечный ганглий омара *(слева)* и последовательность разрядов в сердечном ганглии *(справа)* (из Мейнарда, по [895]).

1 — передний отдел; *2* — крупные нервные клетки, *3* — волокно добавочного нерва, *4* — нейропиль; *5* — разветвление дендритов, *6* — мелкие нервные клетки, *7* — задний отдел.

распространяющиеся по эфферентному нерву, имеют вид регулярной последовательности залпов, состоящих из высоких и низких спайков и разделенных периодами покоя. У интактного животного частота сокращений сердца может зависеть от различных тонических влияний [1444], но ритмические залпы продолжаются и в том случае, если ганглий изолирован от фазических влияний. Хотя бывают случайные отклонения, обычно последовательность спайков, составляющих каждый залп, замечательно постоянна — порядок первых нескольких спайков остается одинаковым в течение более чем 3500 залпов. Поскольку афферентные влияния исключены, такие паттерны разрядов должны быть следствием структуры самого нервного

механизма. Клетки ганглия, будучи изолированы от синаптического входа, обычно либо генерируют импульсы с одной и той же низкой частотой, либо находятся в покое; интеграция их активности определяется сложными взаимосвязями между четырьмя меньшими задними клетками, действующими как водители ритма, и пятью ведомыми передними клетками ([895, 945, 1687] и цитированные выше).

На подобном же принципе основано действие «голосового» аппарата у цикад *Graptopsaltria nigrofuscata* [897]. «Пение» этих цикад обусловлено сокращением двух главных звуковых мышц, расположенных по бокам тела, каждая из которых иннервируется одиночным эфферентным нервным волокном от мезоторакального ганглия. Когда раздражают чувствительные нервы, идущие от волосковидных сенсилл к ганглию, звуковые мышцы отвечают серией спайков. При повышении интенсивности раздражителей частота этих спайков остается постоянной (около 100 в 1 с), но длительность каждой серии сильно увеличивается. Если электрические разряды обеих мышц регистрировать одновременно, то легко заметить, что каждый спайк в одной мышце возникает как раз в середине интервала между двумя спайками в другой. Таким образом, в отсутствие обратной связи простое сенсорное раздражение вызывает паттерн чередующихся ответов в двух мышцах с частотой 100 спайков в секунду; по-видимому, этот паттерн должен формироваться в ганглии. Хагивара и Ватанабе [897] предложили объяснение этого процесса. Поскольку антидромный импульс, действующий на мотонейрон, не изменяет паттерна рефлекторного разряда, ритм движений должен возникать в премоторном нейроне. Далее, были найдены вставочные нейроны, которые в ответ на раздражение чувствительных нервов дают ритмические спайки с частотой около 200 в секунду. Создается впечатление, что ритм сокращений двух мышц зависит от общего водителя ритма, который разряжается с частотой, вдвое превышающей частоту мотонейронов, и поочередно активирует мышцы обеих сторон. Таким образом, это чередование возбуждения может быть обусловлено какой-то формой взаимного торможения.

Конечно, как и всегда, здесь необходима осторожность при обобщении данных, полученных на разных видах. Например, у сверчков звуковой аппарат более сложен. Инициирование и характер песни, видимо, контролируются в грибовидных телах мозга под воздействием импульсов с периферии. Грудные ганглии, иннервирующие стридуляторный орган, могут сами по себе задавать только основной характер ритма стрекотания, который в нормальных условиях модулируется импульсами из мозга. Роль афферентной обратной связи от стридуляторного органа пока неясна [1173, 1174].

Приведем еще один пример центрального формирования двигательного акта. Втягивание мантии и закрывание раковины у двустворчатого моллюска *Mya* в норме вызывается серией моторных импульсов от головного ганглия [1147]. Одиночные импульсы в преганглионарном (сенсорном) аксоне могут вызвать серию моторных

импульсов из ганглия, от которого отходит до десяти двигательных аксонов, причем при повторяющемся раздражении порядок импульсов остается сходным (но не идентичным). Последовательность импульсов не изменяется, если перерезать все другие нервы головного ганглия или двигательный нерв за регистрирующими электродами; таким образом, последовательность импульсов не зависит от обратной связи в виде проприоцептивной импульсации, обусловленной движением, которое они вызывают. Обычно выработка такого паттерна на выходе системы приписывается специфической организации связей между вставочными нейронами, но Хорридж [1147] показал, что нейропиль состоит из переплетения множества мелких волокон, в котором специфические связи между клетками, по-видимому, отсутствуют. Поэтому он предположил, что вставочные и двигательные нейроны реагируют по-разному на медиатор, высвобождаемый в нейропиле преганглионарным волокном.

В этих случаях было показано, что структура разряда на выходе ганглия может возникать в самом ганглии без участия какой-либо обратной связи. Полностью центральное формирование сложных видоспецифичных движений у позвоночных пока еще не установлено ни в одном случае. Хотя Вейсс [2537, 2538] считает, что полная деафферентация не влияет на плавание головастиков, более поздние исследования, проведенные на других видах (см. далее, разд. 6—8), свидетельствуют о том, что эти работы нуждаются в проверке. Что касается глотательного рефлекса у млекопитающих [603], то здесь данные весьма убедительны. Начальная фаза глотания является сложным действием, в котором порядок согласованного сокращения около двадцати различных мышц определяется суммарной активностью двигательных нейронов, рассеянных от среднего мозга до уровня третьего шейного позвонка. Последовательность сокращения некоторых из этих мышц у собаки показана на рис. 6. Временная последовательность, длительность и амплитуда сокращений не зависят от способа, которым вызвано глотание (это могло быть электрическое раздражение верхнегортанного нерва, nervus laryngeus superior, с частотой от 3 до 100 в 1 с, раздражение глотки ватным тампоном или быстрое впрыскивание воды в рот). Таким образом, организация акта глотания определяется самим его механизмом. Коль скоро акт глотания уже вызван, его координация может осуществляться либо за счет согласованного действия самих вставочных нейронов в стволе мозга, либо благодаря коллатеральным связям между мотонейронами; эти связи организованы таким образом, что возбуждение одного мотонейрона приводит к последующему возбуждению другого. Возможно также, что координация осуществляется в результате активации мотонейронов, которые возбуждаются позже в этой последовательности афферентными волокнами, идущими от мышц, сократившихся раньше. Маловероятно, чтобы последовательные связи между мотонейронами могли служить в данном случае единственным объяснением, поскольку было показано, что если перерезать ствол

мозга в области варолиева моста, исключив тем самым действие челюстно-подъязычной мышцы (m. mylohyoideus), то это не изменяет хода глотания. Есть также веские данные, свидетельствующие против участия в регуляции проприоцептивной обратной связи; разнообразные воздействия, по-видимому, прерывающие любые обратные связи, например умеренная асфиксия, воздействие стрихнином, кокаинизация глотки, иссечение или новокаиновая блокада мышц, уча-

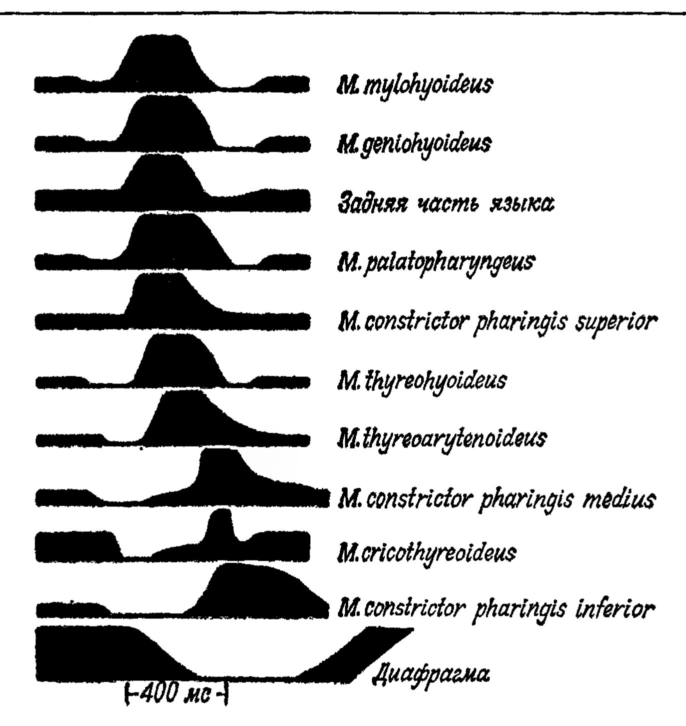


Рис. 6. Схематическое изображение электромиограмм при акте глотания у ненаркотизированных собак [603].

Высота зачерненных участков характеризует интенсивность действия каждой мышцы.

ствующих в глотании, фиксация гиоидной массы в крайнем ростральном или каудальном положении и различная степень натяжения языка, не влияют на временну́ю организацию глотательного акта, не считая небольших изменений амплитуды и длительности сокращения отдельных мышц. Таким образом, поскольку акт глотания может быть вызван самыми разными раздражениями (см. также Доти [600]), а также учитывая данные, говорящие против регуляции с помощью обратной связи, следует сделать вывод, что координация этого движения осуществляется только с помощью центральных механизмов.

Удалось установить локализацию нервного механизма, обеспечивающего глотание; принцип его действия анализируется в работах Доти и сотр. [605] и Доти [602].

Хотя известно очень мало случаев, когда паттерн разрядов или движений совершенно не зависит от паттерна входа, это не означает, что центральное формирование двигательного акта является исключением. Скорее, как подчеркивает Баллок [372], «выход отдельных нейронов и групп нейронов в норме, вероятно, всегда определенным образом организован». Однако обычно центральный выход изменяется под воздействием не только тонических влияний; но также фазической обратной связи с периферии. Теперь мы обратимся к случаям, в которых инициирование двигательного акта определяется центрально, но сам этот акт может изменяться под влиянием периферических факторов.

Периферические влияния

Взаимодействие между центральными и периферическими факторами, регулирующими последовательности движений, мы рассмотрим на примере некоторых беспозвоночных и позвоночных животных. Примеры подобраны таким образом, чтобы иллюстрировать разнообразие периферических влияний и тонкие взаимодействия центральной и периферической регуляции.

Движения плавательных ножек речного рака

Рассмотрим движения плавательных ножек речного рака (*Procambarus clarkii*). Для возбуждения ритмических разрядов в этом процессе обратная связь с периферией не является необходимой. Начало ритмических движений ножек может определяться сигналами из брюшных ганглиев. Даже если брюшную нервную цепочку полностью изолировать, то и в этом случае в двигательных корешках, иннервирующих плавательные ножки, иногда отмечаются ритмические залпы [1225]. Возбуждение распространяется в ростральном направлении; в экспериментах с перерезкой изолированной нервной цепочки на различных уровнях было показано, что в нескольких задних ганглиях содержатся водители ритма, в норме управляющие передними ганглиями. Однако в брюшной цепочке значительно легче получить ритмические разряды, если один из первых сегментных корешков остается интактным. Кроме того, импульсы, идущие вниз по брюшному стволу, могут вызывать колебательные движения брюшных ножек с частотой, зависящей (в определенных пределах) от частоты раздражения [2588]. Таким образом, в этом случае ритм может не зависеть от ритмической реафферентной стимуляции от эффекторов, хотя находится под влиянием импульсации от головного и грудного отделов [1183].

Полет насекомых [1]

Механизм полета саранчи довольно хорошо изучен. Было показано, что в данном случае периферическая обратная связь обычно влияет на частоту центрально определяемого ритма, но очень слабо воздействует или не воздействует совсем на его характер. Чередование сокращений в мышцах, действующих при взмахах крыла вверх и вниз, раньше объясняли наличием проприоцептивных обратных связей, но теперь очевидно, что это объяснение неверно. Во-первых, хотя от крыльев идет сенсорный поток импульсов, возникающих в основном в рецепторах растяжения кардо (основного членика максиллы) и синхронизованных с циклами взмахов крыльев, деафферентация вызывает лишь замедление ритма на выходе из грудных ганглиев, тогда как паттерн разрядов на выходе остается таким же, как и во время полета. Во-вторых, у интактной саранчи амплитуда взмахов крыльев может уменьшаться при полете против ветра [2]. Это раздражение, конечно, не является фазическим и может быть использовано для изучения выхода системы, контролирующей летательные движения препаратов насекомых, у которых все источники фазической обратной связи исключены, например в случае препарата, состоящего в основном из головы и брюшной нервной цепочки. Даже у препарированных таким образом насекомых разряд в грудных двигательных нервах является фазическим и сходен (хотя он и медленнее) с разрядом, регистрируемым у почти интактного животного при нормальном полете (рис. 7; [2610]). В-третьих, даже случайный сигнал, поступающий в грудные ганглии, может при отсутствии обратной связи от двигающихся частей вызвать полностью координированный паттерн разрядов, подобный тому, который возникает при нормальном полете [2622]. Детальные исследования показали, что движения крыльев зависят от значительного числа потенциально независимых центральных водителей ритма, во время полета действующих синхронно и генерирующих доминантную частоту, определяемую общим объемом поступающей сенсорной информации.

Преимущества такого механизма перед системой цепей рефлексов, по-видимому, следующие. Если скорость взмахов крыла обеспечивает максимальную эффективность, мышцы, опускающие крыло, начинают сокращаться в тот момент, когда крылья достигают верхнего положения, и наоборот. Если импульсация от центра имеет повышенную частоту, команда «вниз» поступает в мышцы крыла, когда его подъем еще не закончен полностью. Таким образом, мышцы, опускающие крыло, замедляют конечную фазу взмаха крыла вверх.

---

[1] Этот вопрос подробно рассматривается в статье В. Л. Свидерского «Нервный контроль быстрых ритмических движений мышц насекомых (звукопроизводящий аппарат цикад, крыловой аппарат саранчи)», труды Всесоюз. энтомол. об-ва, 1969, 53, 94—131.— *Прим. перев.*

[2] Вполне возможно, что здесь имеется в виду не полет против ветра, а просто обдувание ветром рефлексогенных зон головы.— *Прим. перев.*

Такой мышечный тормоз в конце взмахов позволяет достичь более высокой частоты взмахов крыльев. Если бы ритм контролировался цепью рефлексов, то сокращения групп мышц были бы фиксированы относительно друг друга и такая корректировка скорости взмахов была бы невозможна [2528, 2610, 2611, 2618, 2620].

Механизмы, ответственные за чередование залпов в группах мотонейронов мышц, поднимающих и опускающих крыло, пока не выяснены, но Уилсон [2613] выдвинул гипотезу, объясняющую все известные факты. Хотя каждый мотонейрон в отдельности не обнаруживает внутренней тенденции к возбуждению в ритме полета,

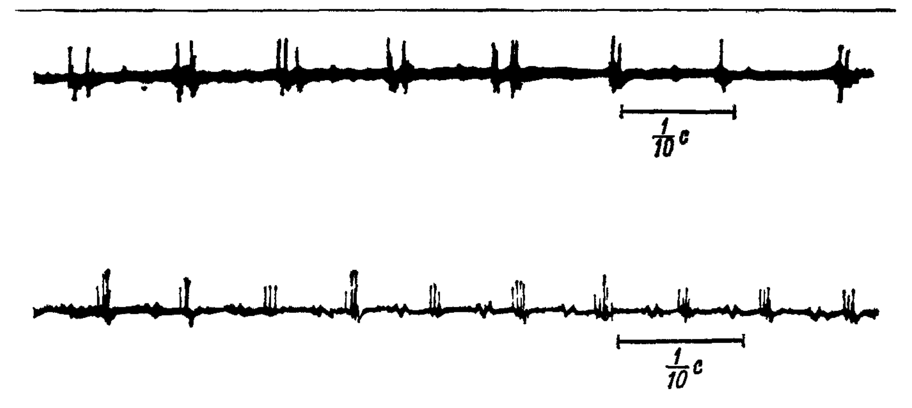


Рис. 7. Разряды в двигательных нервах крыла саранчи во время полета [2610].

Вверху — отведение от культи I метаторакального нерва у препарата, состоящего в основном из головы и брюшной нервной цепочки, при обдувании ветром головы [1]. *Внизу* — отведение от культи I мезоторакального нерва во время полета почти целого насекомого.

облегчающие попарные связи между мотонейронами мышц-синергистов, на существование которых указывают опыты по внутриклеточному отведению, могут приводить к ритмической активности. Если в такой группе клеток возникает возбуждение, то оно распространяется и достигает высокой частоты. Через некоторое время частота начнет снижаться либо вследствие утомления, при котором увеличивается рефрактерность, либо в результате медленно развивающегося коллатерального торможения внутри группы. Этот процесс будет продолжаться до тех пор, пока не произойдет инактивация всех единиц; наконец одна из них восстанавливается и дает разряд. Этот разряд активирует другие единицы, и начинается новая вспышка активности. По этой теории, ритмичность обусловлена только объе-

[1] Для длительного поддержания летательных движений у саранчи необходимо стимулировать рефлексогенные зоны головы или крыльев, обдувая их воздухом; раздражение рецепторной системы головы обычно используется, чтобы вызвать полет у неподвижного насекомого.— *Прим. перев.*

динением нейронов внутри функциональных групп. Такие связи должны быть лабильными, поскольку характер взаимодействия между мышцами может изменяться: одна и та же пара мышц может быть синергична в полете и антагонистична при ходьбе. Согласно другой точке зрения, которая также не может быть исключена, ритмичность создается благодаря участию вставочных нейронов; современные данные о свойствах мотонейронов свидетельствуют о том, что сами по себе взаимодействия мотонейронов еще не могут быть причиной ритмичности [1320].

Чередование активности нейронных групп для мышц, поднимающих и опускающих крыло, по-видимому, зависит от тормозных взаимодействий между антагонистическими группами мотонейронов или вставочных нейронов. Однако такие тормозные связи не обязательны для возникновения ритмичности, поскольку ритмические залпы продолжаются в мотонейронах мышц, опускающих крыло, когда мотонейроны мышц, поднимающих крыло, неактивны [2479, 2613].

Хотя ритмичность взмахов крыла зависит от центральной системы водителей ритма, весь этот механизм проявляет достаточную способность к адаптации для поддержания стабильности полета. Например, при отключении зрительной обратной связи многие животные начинают непрерывно кружиться в одном направлении, а удаление одного крыла создает крутящий момент. При восстановлении зрительной обратной связи оба эти нарушения устраняются с помощью компенсаторных изменений двигательных актов. Таким образом, нормальный полет зависит от взаимодействий между центрально задаваемой «двигательной основой» и механизмом, корректирующим отклонения от «сенсорного стандарта» [2616].

Другие нефазические сенсорные входы могут модифицировать паттерн залпов, и, согласно данным Уолдрона [2480], наблюдаемые эффекты можно объяснить на основе допущения, что возбуждение на входе вызывает медленные изменения «среднего уровня возбуждения» индивидуальных мотонейронов. Уолдрон [2481] также исследовал вопрос, каким образом ритмичные вспышки света влияют на частоту взмахов крыльев. Сопряжение происходит, если частота вспышек не слишком сильно отличается от первоначальной частоты взмахов. При этом происходит небольшое ускорение «цикла полета», причем величина этого ускорения зависит от момента вспышки по отношению к определенной фазе цикла. Фаза цикла полета изменяется в соответствии с циклом вспышек до тех пор, пока ускорение, создаваемое сдвигом фаз между этими циклами, не приведет к полной синхронизации ритмов полета и световых вспышек. Этот сдвиг фаз далее стабилизируется, поскольку небольшие фазовые отклонения циклов полета самокорректируются.

Механизмы полета других крупных насекомых изучены не столь детально. По-видимому, у крупных ночных и дневных бабочек действует сходная система [1295, 1296]. Однако у мух и многих других

мелких насекомых механизм полета сильно отличается от описанного выше. У них энергия, необходимая для полета, вырабатывается группой миогенных мышц; при их сокращении деформируются грудные сегменты, к которым причленяются крылья, и это может служить косвенной причиной движений крыльев вверх и вниз. Сокращение каждой мышцы вызывается растяжением самой мышцы, а не влиянием каких-то определенных нервных импульсов. Таким образом, осцилляторный ритм определяется механическими свойствами системы и физиологией мышц. Действие отдельных моторных единиц зависит от средней частоты нервных импульсов, приходящих к ним, а не от организации последовательности импульсов или от фазы. Мышцы непрямого действия могут быть полностью активированы с помощью импульсации по нервам даже тогда, когда крылья находятся в покое. Развиваемая крылом аэродинамическая сила зависит от другой группы мышц, прикрепленных непосредственно к крыльям, которые контролируют систему сочленения оснований крыльев с непрямыми мышцами крыла. Частота взмахов контролируется мышцами, регулирующими жесткость грудных сегментов, а также тоническими изменениями в возбуждении системы непрямых мышц. Следовательно, главное отличие от механизма, описанного для саранчи, заключается в разделении силового и управляющего механизмов. У саранчи некоторые мышцы, развивающие усилие для движения крыльев вниз, регулируют также угол атаки крыла и тем самым соотношение между подъемной силой и тягой, тогда как мышцы прямого действия оказывают дифференцированное воздействие на связи между силовыми непрямыми мышцами и крыльями [1836, 1961, 2621].

Ходьба членистоногих

Явно более сложный, но в основных своих чертах, вероятно, сходный случай представляет ходьба насекомых. На первый взгляд походка насекомых весьма разнообразна. Кроме того, известно, что если удалить одну или две ноги, то положение и локомоторные ритмы остальных ног соответственно корректируются и способность к передвижению сохраняется. Корректирующие изменения могут быть самыми различными (рис. 8), и маловероятно, что они возникают благодаря действию латентных центральных нервных механизмов, заранее адаптированных для любого непредвиденного случая. Хьюз [1180, 1181] полагал, что эти новые ритмы обусловлены действием тех же рефлекторных механизмов, которые вызывают координированные движения у нормальных насекомых, т. е. действием межсегментарных и внутрисегментарных рефлексов, согласованием между грудными ганглиями, общими влияниями от надглоточных и подглоточных ганглиев и т. д. В частности, Хьюз предположил, что имеется механизм для сравнения сил, действующих на лапки с обеих сторон, и для коррекции положения, направленной на уравнивание этих сил.

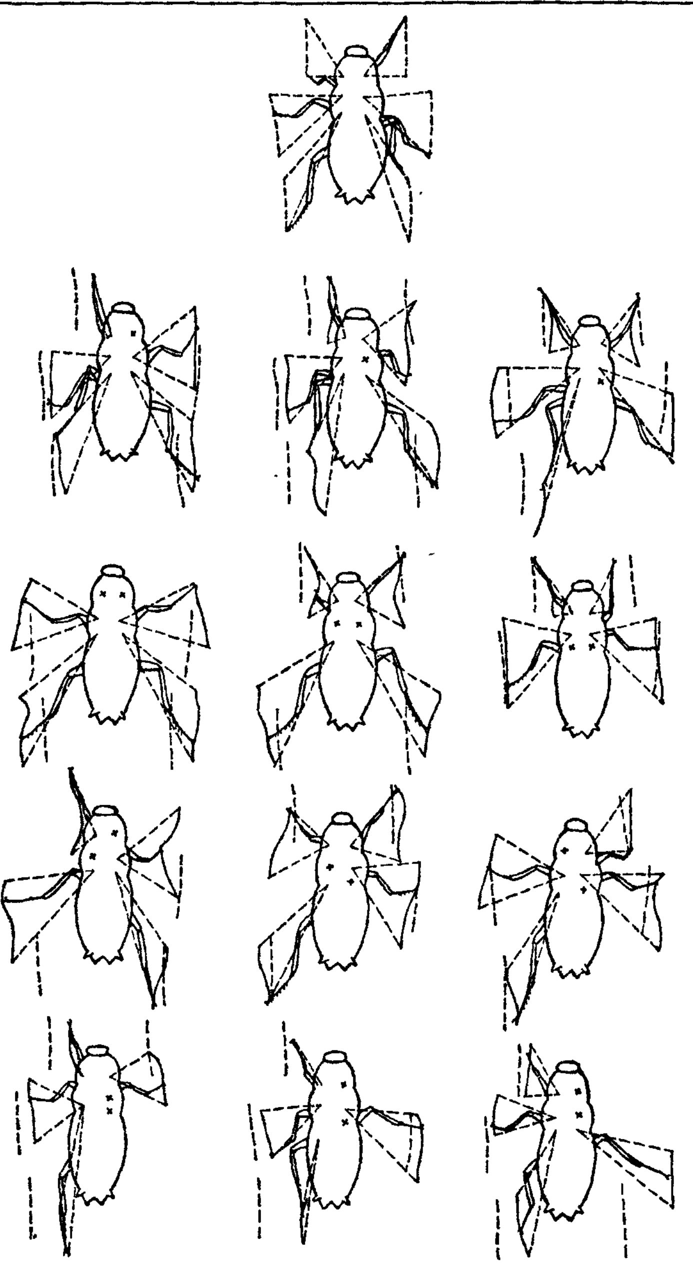


Рис. 8. Изменения в последовательности перестановки ног у таракана после ампутации [1180].

Крестиком отмечено место ампутации. Траектории движения ног у нормального насекомого показаны прерывистыми линиями, а измененные траектории после операции — сплошными линиями. Прерывистыми линиями отмечены также угловые движения этих ног во время одной фазы цикла.

Хотя «походки» насекомых весьма разнообразны, здесь все же возможны некоторые обобщения. Хьюз показал, что всегда отмечается определенная последовательность перестановки конечностей, так что создается как бы волна, распространяющаяся от задних конечностей к передним; при этом ни одна нога не выносится вперед до тех пор, пока нога, находящаяся позади нее, не обеспечит поддержку тела, и ноги, расположенные контралатерально на одном сегменте, передвигаются с чередованием по фазе. Используя в качестве отправной точки это предположение, Уилсон [2614] показал, что почти все типы локомоции у интактных и оперированных насекомых можно описать в рамках простой модели, которая включает следующие дополнительные допущения (обоснованные почти для всех случаев): а) время разгибания постоянно, б) частота движений меняется за счет изменения времени между перестановкой передней и задней ног, тогда как время между перестановкой задней и средней ног, а также средней и передней ног остается постоянным. При очень медленном движении порядок перестановки ног с обеих сторон (П — правая сторона, Л — левая) следующий:

П$_3$, П$_2$, П$_1$ . . . . . . П$_3$, П$_2$, П$_1$ . . . .

Л$_3$, Л$_2$, Л$_1$ . . . . Л$_3$, Л$_2$, Л$_1$ . . .

При более быстром движении интервалы сокращаются и последовательности движений с двух сторон перекрываются:

П$_3$, П$_2$, П$_1$ . . П$_3$, П$_2$, П$_1$ . . П$_3$

Л$_3$, Л$_2$, Л$_1$ . . Л$_3$, Л$_2$, Л$_1$

При дальнейшем небольшом уменьшении интервалов возможны два варианта последовательности перестановки ног:

П$_3$, П$_2$, П$_1$, П$_3$, П$_2$, П$_1$, П$_3$,

Л$_1$, Л$_3$, Л$_2$, Л$_1$, Л$_3$, Л$_2$, Л$_1$,

и

П$_1$, П$_3$, П$_2$, П$_1$, П$_3$, П$_2$, П$_1$,

Л$_3$, Л$_2$, Л$_1$, Л$_3$, Л$_2$, Л$_1$, Л$_3$,

При еще большем уменьшении интервала третья и первая ноги с каждой стороны двигаются вместе:

П$_1$, П$_1$, П$_1$,

П$_2$, П$_2$,

П$_3$, П$_3$, П$_3$,

Л$_1$, Л$_1$,

Л$_2$, Л$_2$, Л$_2$,

Л$_3$, Л$_3$,

Это наиболее часто встречающийся и наиболее быстрый локомоторный стереотип у тараканов. У насекомых встречаются и некоторые другие локомоторные стереотипы — например, ноги 1 и 3 могут переставляться в обратной последовательности. Известно лишь несколько совершенно особых случаев, которые не могут быть описаны этой моделью; к ним относятся, например, случаи, когда насекомые используют для ходьбы меньше шести ног. Походка насекомых с ампутированными конечностями хорошо описывается в рамках модели Уилсона — это всегда ускоренная по сравнению с обычной походка. Таким образом, нет необходимости постулировать особую пластичность центральной нервной системы, на которую как будто указывает кажущееся разнообразие походок.

Более того, поскольку разнообразные локомоторные стереотипы насекомых могут быть сведены к одному основному, можно предположить, что они зависят от центральных водителей ритма, подобных тем, которые были найдены для плавательных ножек речных раков (см. стр. 39). Уилсон предположил, что движения ног каждого сегмента зависят от связанных осцилляторов с разными собственными частотами, причем самыми быстрыми являются среднегрудные. Если связь достаточно сильна, то осцилляторы всех трех сегментов будут действовать с одинаковой частотой, но те из них, которые имеют меньшую собственную частоту, будут отставать по фазе, что приводит к определенной последовательности перестановки ног. Отставание по фазе увеличивается с повышением частоты всей системы, и в результате возникают различные частотно-зависимые паттерны. Однако если локомоция действительно зависит от сегментных осцилляторов именно таким образом, то здесь действует значительный рефлекторный контроль. Проприоцептивные рефлексы имеют и тонический, и фазический компоненты: хотя межсегментарные рефлексы всегда возникают точно в фазе или в противофазе с двигающейся ногой и, следовательно, фазовый сдвиг между ногами может быть только дискретным, эти рефлексы важны для внутрисегментарного контроля. Рефлекторные влияния от конечностей могут осуществляться достаточно быстро, чтобы модулировать движения конечности от цикла к циклу.

Исследование ходьбы тарантулов вскрыло целый ряд их отличий от насекомых [2615]. У пауков движения ног в меньшей степени связаны друг с другом, а антагонизм между движениями конечностей, расположенных контралатерально на одном сегменте, выражен не столь сильно. Однако Уилсону удалось разработать модель механизма локомоции, пригодную для обоих случаев. По этой модели движение каждой ноги контролируется осциллятором, работающим в противофазе как со своим контралатеральным партнером, так и с ближайшими соседями; эта связь либо центральная, либо рефлекторная.

Итак, представление, согласно которому разнообразие походок насекомых складывается из вариантов довольно простого основного стереотипа, очень убедительно свидетельствует против того, что они

определяются механизмом, обладающим большой пластичностью, как это на первый взгляд можно заключить, судя по изменчивости походок. Этот основной механизм состоит из серий осцилляторов, более или менее жестко связанных, но находящихся под влиянием проприоцептивных и других входов. Хотя прямое физиологическое подтверждение этой модели, по-видимому, получить трудно, описанный принцип, вероятно, применим к целому ряду движений членистоногих, таких, как локомоторные стереотипы крабов [245], а возможно, и движения пауков при плетении паутины [2324]; в обоих случаях ампутация не нарушает функции.

Дыхание млекопитающих

Еще один случай, когда центральная регуляция играет главную роль, но в то же время подвержена как тоническим, так и фазическим влияниям с периферии,— это дыхание млекопитающих. Если изолировать те участки парных дыхательных «центров» (гл. 12), которые управляют фазой вдоха, то они будут сохранять устойчивую активность и вызывают вдох. Области выдоха возбуждаются под действием областей вдоха и в свою очередь тормозят их, в результате чего дыхательная мускулатура расслабляется. Когда прекращается разряд в центре выдоха, центр вдоха освобождается от тормозного влияния. Таким образом, взаимодействие этих двух центров и дополнительного центра выдоха в варолиевом мосту создает основной ритм дыхания. Так же как и в рассмотренном выше случае с саранчой, ритм может зависеть от положительных связей между нейронами синергистов, накапливающегося эффекта, вызывающего снижение импульсации активных единиц, и (или) тормозного взаимодействия между антагонистическими группами единиц. Как и в большинстве других упомянутых примеров, активность в некоторых единицах увеличивается на начальной стадии каждого разряда. Периферические влияния, как тонические, так и фазические, также играют важную роль в дыхании, поскольку ритм изменяется под влиянием углекислоты на центры вдоха и хеморецепторы сонной артерии. Кроме того, рецепторы растяжения в легких тормозят центр вдоха при сильном раздражении и оказывают облегчающее действие при слабом [177, 1870].

Дыхание неравнокрылых стрекоз

В других случаях внешний раздражитель может заново устанавливать ритм, который вообще является эндогенным. Пример этого, связанный с регуляцией дыхания у нимфы стрекозы-коромысла, показан на рис. 9. У этих стрекоз нимфа дышит, прогоняя воду через трахеи, расположенные в измененной задней кишке. Вдох осуществляется путем сокращения дыхательной дорсовентральной мускулатуры брюшка, которая получает по одному залпу импульсов на дыхательный цикл от вторых латеральных нервных корешков. Паттерны

таких разрядов показаны на рис. 9; верхняя запись в каждой паре — разряды во втором корешке пятого брюшного ганглия (в фазе выдоха), а нижняя — разряды в соответствующем корешке седьмого ганглия. Раздражение первого корешка седьмого ганглия между двумя такими залпами вызывает дополнительный залп (на рисунке нижняя

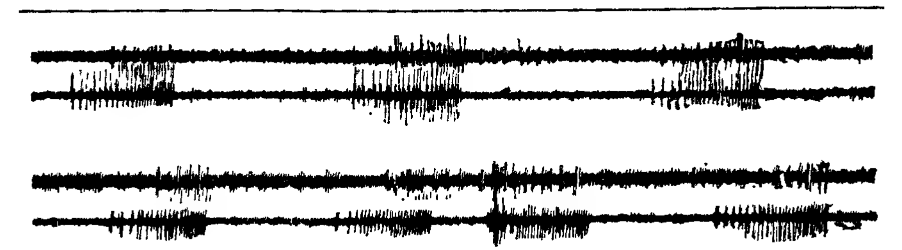


Рис. 9. Разряды в двигательных корешках грудного ганглия, регулирующих дыхательные движения у нимф стрекоз *Aeschna* [1731].

Верхняя пара дорожек — нормальный ритм; нижняя пара — имеется дополнительный залп, вызванный раздражением.

пара дорожек, третий залп), за которым следуют дальнейшие ритмические залпы с нормальными интервалами, так что фаза ритма сдвигается [1731, см. также 1735].

Плавание рыб

В ритмических локомоторных движениях позвоночных в норме периферическому контролю принадлежит крайне важная роль. Интеграция центральной и периферической регуляции — процесс очень сложный. У костистых рыб плавательные ритмы могут сохраняться, несмотря на обширную деафферентацию в области спинного мозга [1109]; ясно, что для продолжения движения требуется не вся та сенсорная информация, которая появляется в результате каждой фазы движения. Основываясь на результатах экспериментов с частично наркотизированными костистыми рыбами, фон Хольст [1109] предположил, что ритмическая волна сокращений, проходящая по туловищу от головы к хвосту, возникает как следствие ритма, генерируемого центрально клетками, расположенными в передней части спинного мозга и в продолговатом мозге. Это следует из того факта, что при частичном уретановом наркозе появляется общий ритм дыхания и движений плавников и хвоста, тогда как при наличии сенсорной регуляции ритм этих движений дифференцирован. Следовательно, как полагает фон Хольст, афферентный приток импульсов не обязателен для выработки ритма, хотя и может влиять на него.

Тщательные исследования на акулах (*Scyllium canicula* и *Acanthias vulgaris*), проведенные Лиссманном [1545, 1546] и Робертсом [2016], выявили сложные взаимодействия между эндогенным ритмом

и периферической обратной связью. Движение тела акул при плавании можно разделить на два этапа: принятие волнообразной позы и распространение волны по телу в направлении от головы к хвосту. Статическая волнообразная поза принимается рефлекторно, причем спинной мозг действует в данном случае как единое целое; иными словами, *статический* паттерн сокращений и расслаблений туловищной мускулатуры определяется центрально. Эти данные согласуются с ранними работами фон Хольста [1109, 1110] на угрях, а также с исследованиями Грея и Сэнда [851, 852] на акулах. Грей и Сэнд перерезали у акулы все нервы, идущие к мышцам, примерно в двенадцати сегментах и неподвижно фиксировали денервированную часть туловища; несмотря на это, плавательные движения передней и задней частей тела были полностью координированы. Из этого следует, что координация локомоторной позы при плавании находится под центральным управлением.

Распространение этой статической позы осуществляется другим способом. Во-первых, было показано, что слабое раздражение тела во время плавания изменяет развитие плавательного движения, причем характер этого изменения зависит от места раздражения и фазы плавательных движений в момент раздражения. Поскольку плавательный ритм, возникающий после действия раздражителя, не согласован по фазе с предшествующим ритмом, это изменение нельзя считать временной модификацией, накладываемой на основной паттерн; оно должно означать коренную перестройку плавательного ритма (ср. рис. 9). Во-вторых, устойчивость локомоторного ритма зависит от афферентного возбуждения, так как ритм исчезает после перерезки дорсальных корешков. Однако вовсе не обязательно, чтобы все сенсорные корешки были интактными,— после деафферентации половины тела (передней или задней, левой или правой) у животного по-прежнему сохраняются устойчивые плавательные движения. Ритмические плавательные движения возможны после обширной деафферентации, но они длятся недолго. После почти полной деафферентации экстероцептивное раздражение вызывает статическую позу, но не вызывает ритмических движений. Исходя из этого, Лиссманн предположил, что распространение по телу рефлекса статической позы зависит от проприоцептивных рефлексов (рис. 10).

Эта работа недавно была продолжена Робертсом [2016], который регистрировал электрическую активность вентральных моторных корешков спинного мозга спинального препарата акулы, обездвиженной с помощью кураре. В этих условиях активность вентральных корешков, видимо, не зависит от фазического сенсорного входа; тем не менее ритмические разряды по-прежнему регистрируются (рис. 11). Однако этот ритм во многих отношениях отличается от нормального. Во-первых, он медленнее. Во-вторых, импульсация в нервах исчезает приблизительно через час, тогда как некураризированные препараты активны около 10 ч. После исчезновения ритма его можно вновь вызвать путем односторонней нефазической стимуля-

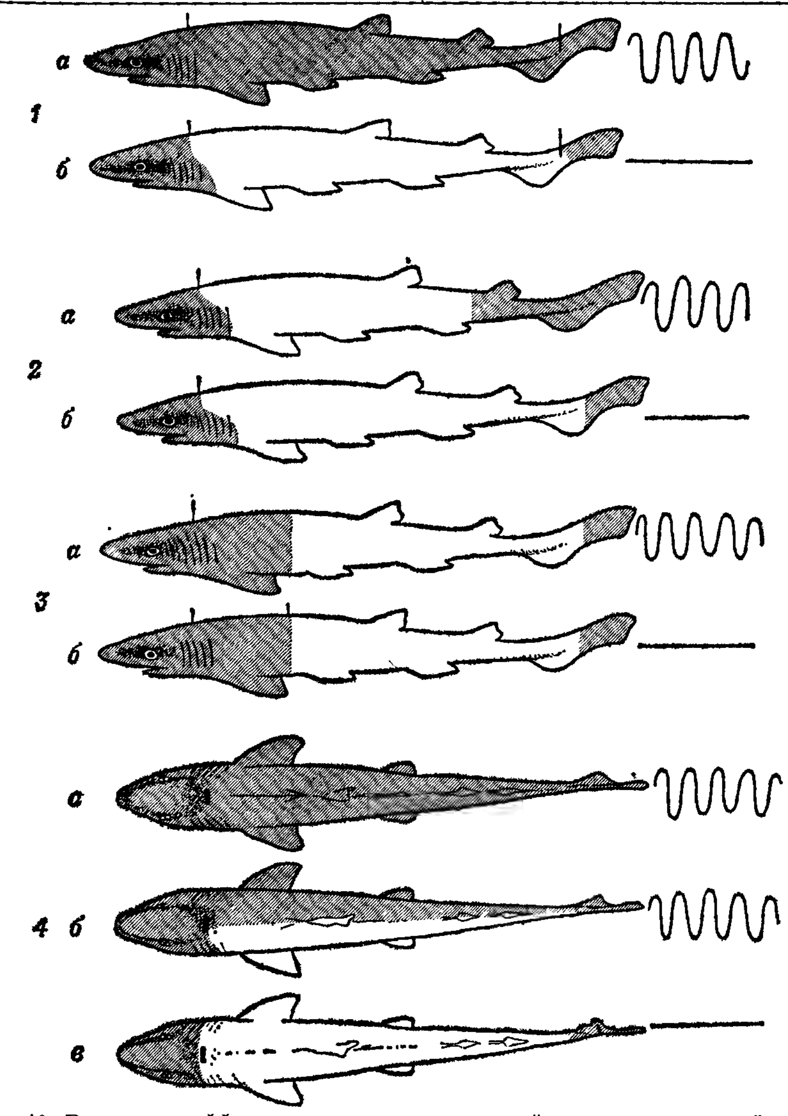


Рис. 10. Влияние деафферентации на локомоторный ритм у спинальной акуль [1545].

Белые участки — деафферентированные области тела. Место перерезки спинного мозга отмечено черточкой. Наличие или отсутствие локомоторного ритма в каждом случае показано справа. *1,а.* Устойчивый ритм у спинального препарата *Scyllium canicula*; *1, б* — ритм исчезает после деафферентации; *2, а* — устойчивый ритм у акулы *Scyllium* с деафферентированной передней частью тела; *2, б* — ритм исчезает после полной деафферентации тела; *3, а* — ритм после деафферентации задней части тела; 3, б — после перерезки спинного мозга на уровне деафферентации деафферентированная зона становится бездействующей; *4, а* — устойчивый ритм у спинального препарата *Acanthias vulgaris*; *4, б* — ритм не меняется после полной односторонней деафферентации; *4, в* — двусторонняя деафферентация приводит к исчезновению ритма.

ции того же типа, который в норме ускоряет плавание. В-третьих, в то время как сигмоидные позы при нормальном плавании включают временно́е отставание между разрядами в последовательно расположенных нервных элементах одной стороны тела, у кураризированного препарата такое отставание отсутствует и все единицы каждой стороны возбуждаются синхронно. Робертс предполагает, что фазические влияния, осуществляющиеся при нормальном плавании, накладываются на этот спонтанный выход, заставляя мотонейроны возбуждаться с нужной частотой: если кураризированную рыбу приво-

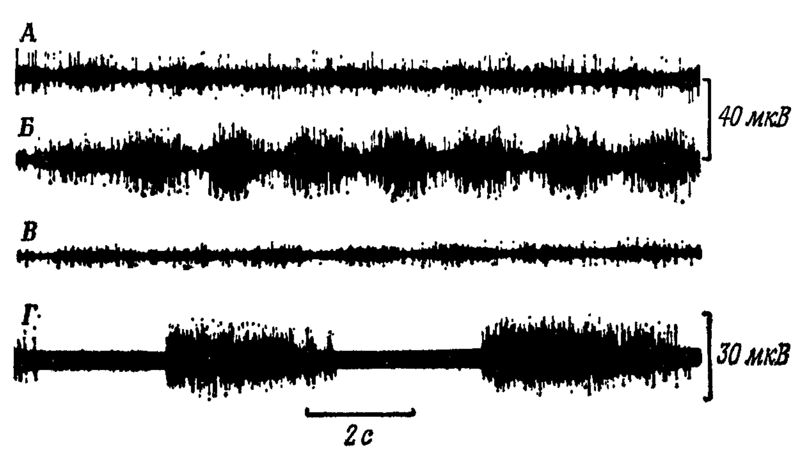


Рис. 11. Плавание акулы.

Разряды мотонейронов медленных мышц спинальной акулы, когда она лежит на дне (*А*), быстро плывет (*Б*), плывет в перевернутом положении (*В*) и обездвижена с помощью кураре (*Г*) [2016].

дить в колебательное движение рукой, то частота двигательных разрядов не остается прежней, а будет соответствовать приложенной частоте. По-видимому, фазический вход также организует распространение осевой волны сокращений от головы к хвосту. Пока еще не вполне ясно, почему деафферентация подавляет ритм (как, например, в экспериментах Лиссманна), и почему при кураризации этого не происходит.

У акулы волнообразные движения туловища создают основу локомоции и независимые ритмичные движения плавников происходят редко. Напротив, у большинства костистых рыб моторика плавников в известной степени независима. У медуллярных препаратов костистой рыбы *Labrus* ритмичные движения плавников могут продолжаться сутками. При введении определенных препаратов отдельные лучи каждого плавника могут двигаться с различной частотой, хотя в норме все они ведут себя как единое целое. Кроме того, каждый плавник может работать в своем собственном ритме, причем ритмы разных

плавников влияют друг на друга (так называемая «относительная координация»). Здесь можно выделить два главных принципа. Во-первых, два плавника или две группы плавников, действующие в независимом ритме, могут постепенно начать работать согласованно, причем частота одного из них станет доминирующей. Это явление известно под названием «магнитного эффекта», так как частота одного ритма как бы «притягивает» частоту другого. Во-вторых, амплитуда ударов одного из двух плавников, работающего несогласованно с другим плавником, может возрасти или уменьшиться в соответствии с фазовым сдвигом по отношению к ударам другого плавника. Этот эффект «наложения» обнаружен также у деафферентированного спинального препарата и, по-видимому, не зависит от периферических стимулов [1109—1111, 1113—1115].

Локомоция у цыплят

Сходный тип взаимосвязи найден в координации движений головы и ног при ходьбе у цыплят. Голова цыпленка при ходьбе движется вперед и назад. Ритм движений головы либо относительно, либо абсолютно координирован с ритмом движений ног, причем последний является доминирующим. Кроме того, движение головы вызывается перемещением изображения на сетчатке при продвижении птицы вперед. Возможно, движение головы назад происходит в соответствии со скоростью движения птицы вперед так, чтобы свести к минимуму смещение изображения на сетчатке за короткие промежутки времени. Однако если цыплятам надеть очки из матового стекла, тем самым устранив такой фактор, как перемещение изображения на сетчатке, то цыпленок будет по-прежнему ритмически «кивать» головой. Таким образом, движение головы не полностью зависит от перемещения изображения на сетчатке [121].

Локомоция у низших наземных позвоночных

У низших наземных позвоночных для интеграции общего локомоторного стереотипа большое значение имеют как центральные, так и периферические факторы. У большинства видов конечности движутся в упорядоченной последовательности по диагонали, причем абсолютно координированно (левая передняя, правая задняя, правая передняя, левая задняя). Каждая фаза локомоторного цикла должна сопровождаться характерным разрядом проприоцепторов; в связи с этим возникает вопрос, в какой мере такая информация необходима для ритмической последовательности движений. Особенности движения жабы при ходьбе исследованы в этом отношении особенно подробно. Результаты первых экспериментов навели на мысль, что проприоцепторы играют лишь второстепенную роль в координации, так как нормальный ритм передвижения сохраняется, даже когда некоторые конечности деафферентированы. Однако Грей и Лиссманн [848,

849] показали, что для сохранения ритмических локомоторных движений хотя бы один-единственный спинальный нерв должен быть интактным. Диагональный стереотип движений конечностей сохраняется только в том случае, если сохранилась и сенсорная, и моторная иннервация хотя бы одного сегмента, например мышц спины или таза. Таким образом, ясно, что для устойчивой локомоции необходим афферентный вход от интактного сегмента. Грей и Лиссманн рассматривают две возможности. Ритмические движения конечностей могут быть результатом ритмических влияний центрального происхождения, но они требуют определенного порогового уровня раздражения (не обязательно имеющего ритмическую природу) с периферии. Локомоторный ритм может быть обусловлен также сенсорным притоком импульсов, который является ритмичным. Первая из этих возможностей представляется маловероятной, судя по движениям препаратов, у которых двигательные нервы трех конечностей и дорсальных мышц были перерезаны. В этом случае раздражение деафферентированных конечностей вызывает ритмические движения интактной конечности. Следовательно, в отсутствие нормальной локомоторной проприоцептивной импульсации от трех конечностей вызвать ритмические движения в интактной конечности практически так же легко, как и в норме. Но если произвести деафферентацию четвертой ноги, то все ритмические ответы исчезают: раздражение других конечностей вызывает только монофазный ответ, ритмичность же отсутствует даже при очень интенсивной стимуляции (рис. 12). Дальнейшие эксперименты показали, что проприоцептивная импульсация от каждой конечности влияет на положение всех остальных, вызывая позы, характерные для определенных фаз ходьбы.

У жаб с деафферентированным спинным мозгом сохраняются плавательные движения, в отличие от движений, используемых при наземной локомоции, но только при условии, что остаются интактными лабиринты. Имеются данные, что ускорение при гребке вызывает возбуждение лабиринтов, что в свою очередь стимулирует дальнейшие движения [850].

Учитывая эти результаты, Грей и Лиссманн считают прежнюю точку зрения, согласно которой локомоция амфибий координируется центрально, недоказанной и подчеркивают значение организованного потока периферических импульсов от всех частей тела в создании общего паттерна возбуждения, который в свою очередь вызывает паттерн реакций мышц как единое целое [847]. Таким образом, периферический контроль определяется не только местными рефлексами; поток сенсорных импульсов от каждой конечности определенным образом влияет на положение всех конечностей (см. также [423]).

Некоторые исследователи не разделяют этой точки зрения. Вейсс [2539] считает центральные факторы необходимыми для координации, основываясь на экспериментах, в которых конечности амфибий трансплантировались в необычном положении. Например, обе передние лапы разворачивали назад, так что их передняя сторона была на-

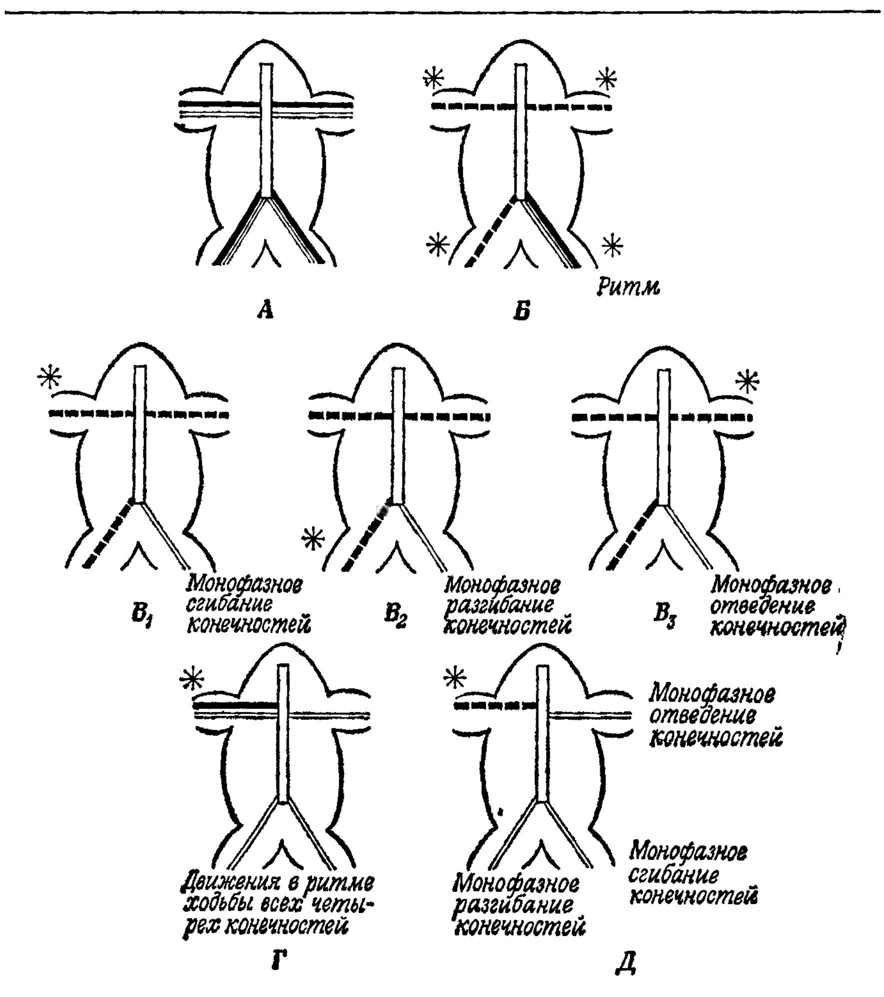


Рис. 12. Схема, иллюстрирующая зависимость ритма при ходьбе у лягушки от сохранности нервов к одному или нескольким спинальным сегментам [847]. Место внешнего раздражения отмечено звездочкой. Во всех случаях спина полностью денервирована.

А. Нервы всех четырех конечностей интактны, животное ходит нормально. *Б*. Интактны только нервы правой задней конечности, двигательные нервы остальных трех конечностей перерезаны; раздражение любой конечности вызывает движения в ритме походки в правой задней конечности. *В*. То же, что и в *Б*, но правая задняя нога деафферентирована; реакция правой задней ноги на раздражение становится монофазной, причем ее характер зависит от места раздражения. *Г*. Интактна левая передняя конечность, остальные деафферентированы; раздражение левой передней ноги вызывает координированные движения в ритме ходьбы во всех четырех ногах. *Д*. То же, что и в *Г*, но двигательные нервы левой передней ноги перерезаны; раздражение левой передней ноги вызывает характерные, но монофазные реакции всех остальных ног. Жирная черная черта — чувствительные нервы (интактные); жирная прерывистая черта — чувствительные нервы (только тактильные и пассивного растяжения) две тонкие черты — двигательные нервы.

правлена к хвосту. В нормальном положении абдуктор передней конечности лежит фронтально и растягивается, когда тело продвигается вперед: по-видимому, с действия этой мышцы начинается вынесение конечности вперед для следующего шага. Если передняя конечность развернута назад, то при продвижении тела абдуктор не растягивается. Тем не менее он сокращается в тот же момент локомоции, что и в норме. В результате в тот момент, когда нормальная конечность должна была бы двигаться вперед, перевернутая движется назад. Вейсс рассматривал это как доказательство того, что паттерны координации определяются центрально. Однако он, видимо, не учитывает роли «межконечностных» рефлексов, продемонстрированных в экспериментах Грея и Лиссманна; эти рефлексы могли подавить в данном случае «внутриконечностный» рефлекс.

Факты, указывающие на центральную регуляцию движений каждой конечности, были получены также Шекели [2323], который имплантировал сегмент плечевого отдела спинного мозга в канал спинного плавника личинки саламандры, закрыв отверстие трансплантатом конечности. Впоследствии наблюдались спонтанные координированные движения этой конечности при наличии только явно неритмического входа. Таким образом, вполне возможны случаи, когда последовательность движений в значительной степени вырабатывается центрально, во всяком случае у эмбриона и тогда, когда это касается отдельных конечностей. Шекели разработал модель нервного механизма возникновения этого паттерна. Однако остается необъясненным случай, изучавшийся Греем и Лиссманном, когда паттерн вырабатывается для всех четырех конечностей.

Локомоция и другие относительно простые движения у млекопитающих

У млекопитающих сенсорная информация играет в ритмических локомоторных движениях еще большую роль. Даже деафферентация одной конечности обычно приводит к невозможности ее использования для локомоции, хотя другие конечности могут при этом двигаться нормально [1464]. Кроме того, при раздражении коры в деафферентированных конечностях возникают только монофазные реакции даже в тех случаях, когда интактные конечности совершают ритмические движения. Таким образом, большинство ритмических движений нуждается в ненарушенном сенсорном входе. Поскольку у кошки перерезка чувствительных нервов к дистальным частям конечностей не исключает ходьбы, можно полагать, что необходимая обратная связь осуществляется от проприоцепторов в проксимальных отделах [2202].

Хотя проприоцептивная обратная связь может быть необходимой для ритмических движений конечности, центральные интегративные процессы также принимают в них участие. Так, было показано, что у децеребрированной кошки отмечаются ритмические чередующиеся сокращения и расслабления деафферентированных перед-

ней большеберцовой и икроножной мышц [839]. Шеррингтон [2203] вызывал ритмически чередующиеся сокращения деафферентированных мышц-разгибателей голеней с помощью одновременного раздражения правого и левого малоберцовых нервов. Таким образом, возможны некоторые элементы центральной регуляции локомоторного стереотипа. В таких случаях не обязательно постулировать очень сложный центральный механизм — чередующиеся сгибание и разгибание могут возникать в результате взаимного торможения механизмов, лежащих в основе этих движений, или же вследствие утомления каждого механизма после периода активности с последующим восстановлением (см., например, [847]). Кроме того, такие ритмические движения, сохраняющиеся в деафферентированных конечностях, могут в значительной степени зависеть от сенсорных входов где-нибудь в другом месте, аналогично тому, что мы уже видели у амфибий. И действительно, в ряде случаев для появления ритмических движений оказывается необходимым соответствующее равновесие между влияниями сгибателей и разгибателей, определяющими позу; так, у лабиринтэктомированных и децеребрированных кошек наклон головы вниз вызывает сгибание передних конечностей, откидывание головы назад вызывает выпрямление конечностей, а промежуточное положение, приближающееся к нормальной позе, сопровождается ритмическими движениями [1936].

У млекопитающих деафферентированная конечность обычно редко используется для движений, не связанных с локомоцией. Однако при определенных обстоятельствах деафферентированная конечность может участвовать в относительно простых движениях. Мотт и Шеррингтон [1801] описали поведение обезьяны с полностью деафферентированной передней лапой, которая никогда не использовалась для «произвольных», или «точных», движений, но двигалась, когда обезьяна чувствовала какое-то насилие над собой, например при пробуждении после наркоза или когда обезьяну держали, так что она сопротивлялась всем телом. Данные Мотта и Шеррингтона позволяют сделать вывод, что только самые элементарные и грубые движения конечности не требуют ее собственной проприоцептивной импульсации. Однако Шеррингтон [2205] описал одно достаточно сложное движение, которое сохраняется и после деафферентации. Речь идет о чесательном рефлексе у собаки, при котором в ритмическую работу вовлекается примерно девятнадцать мышц; тем не менее этот рефлекс может быть вызван простым раздражением деафферентированной задней лапы, причем ритм этого движения не зависит от частоты раздражения.

В деафферентированных конечностях могут также возникать простые ответы, выработанные в результате обучения. Например, Горска и Янковска [823], а также Горска и сотр. [824] показали, что у хищников простые условнорефлекторные инструментальные акты могут сохраняться и после деафферентации конечности. Тауб и сотр [2328, 2329] показали, что даже первоначальная выработка ответной

реакции может не нуждаться в посредничестве периферической нервной системы. У макак-резусов произвели деафферентацию одной передней лапы, а затем животных заставляли сгибать эту лапу при действии раздражителя, чтобы избежать удара электрическим током. Условный раздражитель — звуковой щелчок — был столь краток, что прекращался до начала ответной реакции, причем животному не давали возможности видеть свою лапу. Тем не менее все животные могли решить эту задачу, хотя период обучения был у них дольше, чем у интактных. Авторы полагают, что здесь действует только центральный механизм, который обеспечивает поступление информации в центральную нервную систему еще до того, как появляются сами движения. К сходным выводам, но на основании совершенно других данных пришли фон Хольст [1118], Тойбер [2346], Хейн и Хелд [985], Мертон [1707] и другие исследователи (см. разд. 5.3). Тауб и сотр. [2330] также обнаружили, что у деафферентированных животных реакции более устойчивы к действию факторов, вызывающих угасание, чем у нормальных контрольных; оказалось, что это различие исчезает, если животные первой группы получают косвенную информацию об эффективности ответной реакции. Еще одно доказательство участия центральных механизмов было получено в опытах, в которых испытуемые обучались выстукивать азбуку Морзе при выключенном (с помощью компрессионной блокады проведения по нерву) кинестетическом чувстве [1465].

Точная роль центральной регуляции в таких «грубых» движениях млекопитающих остается неясной, но совершенно очевидно, что в норме сенсорная обратная связь имеет очень большое значение. Мы увидим, что это еще более справедливо в случае «точных» движений (skilled movements). К сожалению, ни один из сложных фиксированных (стереотипных) актов демонстрационного поведения низших позвоночных еще не был проанализирован с этой точки зрения, поскольку многие из них удивительно постоянны по форме и на первый взгляд кажется, что они не требуют регуляции при помощи обратной связи. Следует, однако, помнить, что последовательность мышечных сокращений в каждом случае варьирует в зависимости от начальной позы. У большой синицы, например, имеется характерная угрожающая поза с поднятой головой (см. рис. 128, *А*), сохраняющаяся, когда она сидит на тонкой веточке, на вертикальном стволе или на земле. Другой пример показан на рис. 13. Все изображенные здесь позы — варианты так называемой «позы подставления», различающиеся в зависимости от положения животного, которому эта демонстрация адресована, и от мотивационного состояния демонстрирующего животного. В подобных случаях организация мышечных сокращений не является жестко фиксированной и может регулироваться системой, создающей все более и более близкие приближения к требуемому паттерну сенсорной обратной связи. В случае голосовых сигналов проблема ориентации относительно окружающих предметов либо не возникает, либо совершенно отделена от проблемы регуляции движения. Как

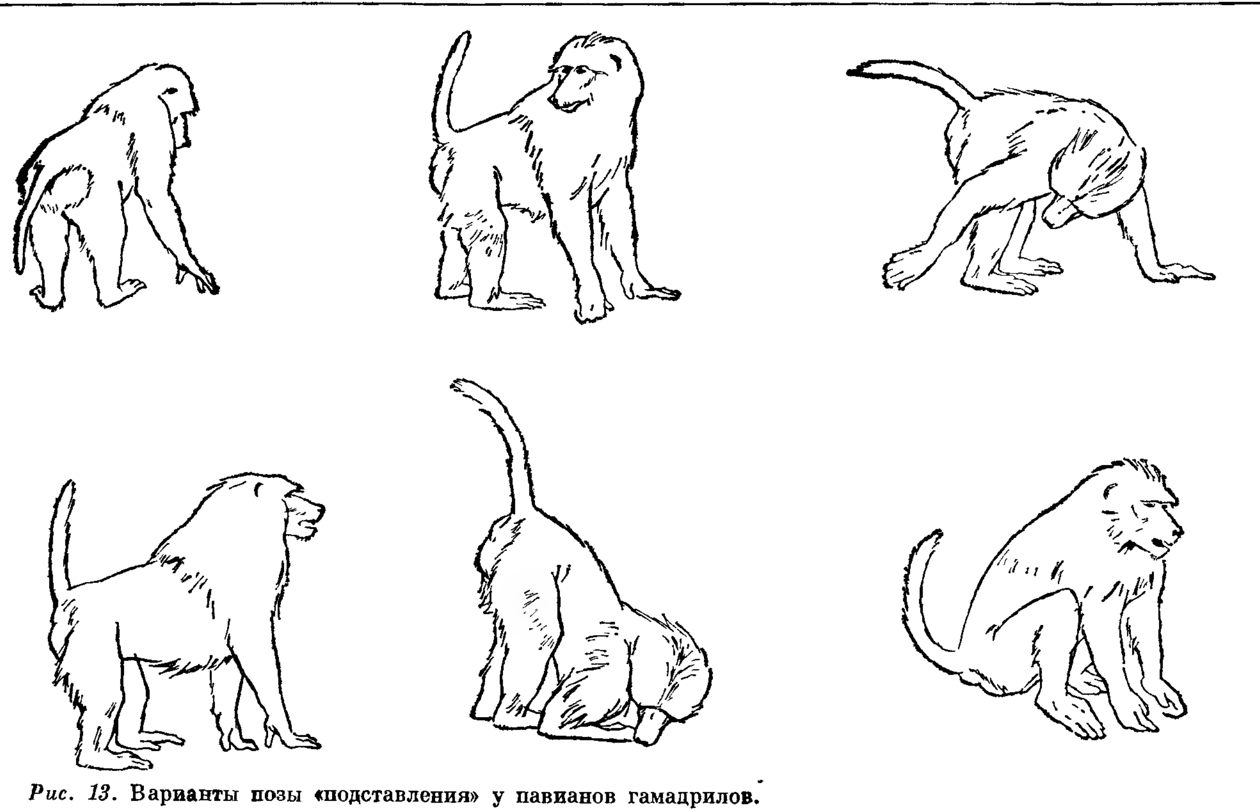


Рис. 13. **Варианты позы «подставления» у павианов гамадрилов.**

Партнер, которому адресована поза, не изображен, но в каждом случае подразумевается, что он должен быть слева (из Куммера, по [1794]).

показано в гл. 19, выключение слуха иногда слабо влияет на характер песни у птиц, если она уже полностью сформировалась. Поэтому можно, по-видимому, считать, что слуховая обратная связь играет в контроле пения лишь второстепенную роль. Ниже мы увидим, что человеческая речь в этом отношении резко отличается; здесь большую роль в регуляции играет обратная связь.

Резюме

В самых простых из рассмотренных случаев регуляция с помощью обратной связи может действовать в основном по типу цепей рефлексов; при этом проприоцептивные раздражения, возникающие во время предшествующих фаз движения, вызывают последующие фазы. То, что дело не всегда обстоит так просто, ясно хотя бы из исследований Грея и Лиссманна по локомоции у акул и амфибий — сенсорный контроль в данном случае осуществляется не с помощью серии независимых местных рефлексов, а при посредстве центрального механизма таким образом, что изменение импульсации от одной части тела может вызывать изменения во всех или почти всех мышцах, связанных с данной реакцией. На самом деле механизмы сенсорного контроля могут быть еще гораздо более тонкими. У человека дегенерация чувствительных нервов ведет к заметному нарушению всех движений; например, походка становится неуклюжей, человек слишком высоко поднимает ноги, грузно ступая при каждом шаге. При отсутствии сенсорной информации точное движение сделать невозможно, особенно если это движение должно быть медленным. Таким образом, проприоцептивная информация используется не для запуска следующей фазы движения, а для коррекции самого движения, т. е. для регуляции мышечных сокращений по мере их осуществления. Механизм, с помощью которого это достигается, будет рассмотрен в следующем разделе.

3.4. РЕГУЛЯЦИЯ ГРАДУАЛЬНЫХ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

К числу проприоцепторов, обслуживающих поперечнополосатые мышцы млекопитающих, относятся, в частности, мышечные веретена, которые лежат параллельно мышечным волокнам и соединяются с ними на концах волокон. У людей эти рецепторы не передают информацию о положении конечности; эту функцию выполняют органы чувств в суставах и коже [1707]. Однако они реагируют на изменение длины мышцы: при ее растяжении частота афферентной импульсации увеличивается, что приводит к возбуждению собственных мотонейронов этой мышцы. Таким образом, мышечные веретена могут поддерживать постоянную длину мышцы: при «миотатическом рефлексе» растяжение веретена вызывает повышенное возбуждение мотонейрона и как следствие этого сокращение мышцы. По существу, здесь действует самокорректирующаяся система: растяжение мышцы

определяет последовательноть событий, приводящих к уменьшению степени сокращения. Если перевести это на язык техники, то можно сказать, что веретена обеспечивают отрицательную обратную связь в замкнутом контуре регулирования (рис. 14).

Корректируемое произвольное движение основано на том, что равновесная длина мышечных веретен является регулируемой. Концы веретен могут сокращаться, получая моторную импульсацию

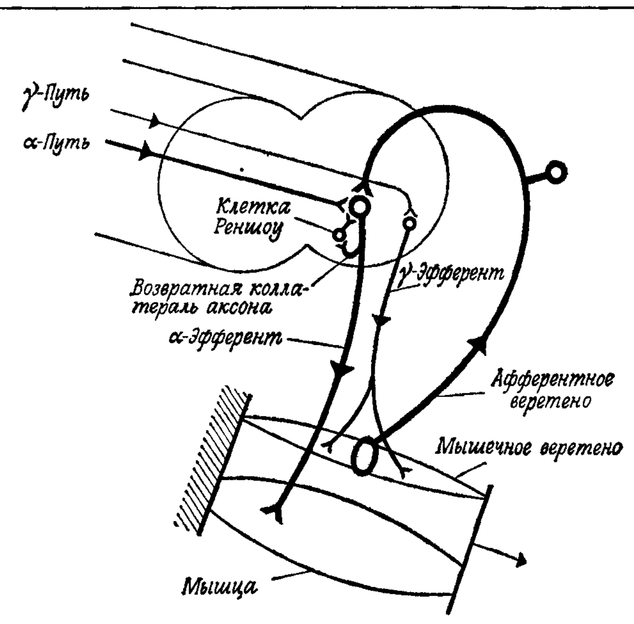


Рис. 14. Механизм, лежащий в основе миотатического рефлекса и участвующий в регуляции градуального мышечного сокращения [916].

(по γ-эфферентным волокнам) от спинного мозга. Когда концы веретена находятся в состоянии сокращения, его сенсорная часть генерирует разряды с частотой, которая в противном случае достигается только при большей длине мышечного волокна. Таким образом, если γ-эфферентные волокна вызвали сокращение концов веретена, то его чувствительная область будет растягиваться, частота разрядов возрастет и возникнет миотатический рефлекс на растяжение мышцы. Мышца будет укорачиваться до тех пор, пока возросшая частота разрядов от веретена не компенсируется. В сущности, сенсорная часть веретена реагирует не на абсолютную длину мышцы, а на разницу между длиной веретена и длиной мышцы. Сокращение или расслабление мышцы частично зависит от степени сокращения веретена.

В последующих главах мы часто будем говорить о подобного типа регуляции с помощью обратной связи, и было бы удобно принять

общий термин для обозначения требуемого или оптимального раздражения, получаемого, когда эффекторный орган находится в состоянии равновесия. Точное английское слово подыскать трудно: такие термины, как «goal» («цель»), «target value» («заданная величина») или «equilibrium position» («равновесное состояние»), полезны в различных контекстах. Более широко может быть использован немецкий термин «Sollwert» («должная величина»). В рассматриваемом случае «золльверт» достигается, когда длина мышцы и длина веретена находятся в определенном соотношении; однако этот термин может также применяться к установке определенного режима в термостате или в паровой машине.

Таким образом, сокращение мышцы может быть вызвано двумя способами: либо через γ-эфферентные волокна и сервомеханизм, либо непосредственно. У человека могут использоваться оба способа, что зависит, например, от предварительных инструкций и от требуемой скорости движений [916].

Дополнительное осложнение возникает из-за того, что даже прямой путь возбуждения мышц подвергается сервоконтролю. Коллатерали от аксонов мотонейронов возвращаются в вентральный рог спинного мозга, образуя синаптические контакты с небольшими клетками Реншоу. Когда эти клетки возбуждены, они оказывают тормозное действие на мотонейроны. Таким образом, клетки Реншоу образуют часть петли отрицательной обратной связи, которая, по-видимому, стабилизирует импульсацию мотонейронов [1108].

Поперечнополосатые мышцы находятся также под влиянием рецепторов напряжения (сухожильных органов Гольджи), импульсы от которых вызывают торможение мотонейронов [841]. Точная роль этих органов в регуляции мышечного сокращения пока не ясна ([1681]; см. обзор Мертона [1707]).

Между прочим, интересно сравнить этот механизм с механизмом, контролирующим открывание клешни у рака. Здесь степень сокращения мышц регулируется совершенно по-иному, а именно соотношением между активацией отдельных возбуждающих и тормозных волокон (рис. 15). Выходы возбуждающего и тормозного нейронов коррелируют по частоте при любом афферентном входе, и, видимо, эти нейроны образуют часть единого мотонейронного пула. Таким образом, напряжение, развиваемое мышцей, регулируется не с помощью антагонизма, определяемого центрально, а зависит от периферического равновесия между импульсацией в возбуждающем и тормозном аксонах. Раздражения, вызывающие открывание клешни, например прикосновение к ее внешней стороне, возбуждают тормозные аксоны в меньшей степени, чем двигательные. Наоборот, прикосновение к внутренней стороне клешни, предотвращающее открывание, возбуждает тормозное волокно сильнее, чем возбуждающее. Следовательно, сигналы, поступающие к возбуждающему и тормозному нейронам, оцениваются дифференциально, в зависимости от источника раздражения: для раздражений, идущих с поверхности

тела, возбуждающий нейрон имеет более низкий порог; если же вход в основном проприоцептивный, то легче реагирует тормозный нейрон. Обратная связь от проприоцептора действует не путем торможения возбуждающего нейрона, а путем возбуждения тормозного; таким образом, этот эффект накладывается на активность антагонистической замыкающей мышцы, обусловленную возбуждающими нейронами. Какова степень стабильности, обеспечиваемая при участии этой петли, пока не ясно, но возможно, что она возрастает, когда клешня почти полностью открыта или почти полностью закрыта [381, 2617].

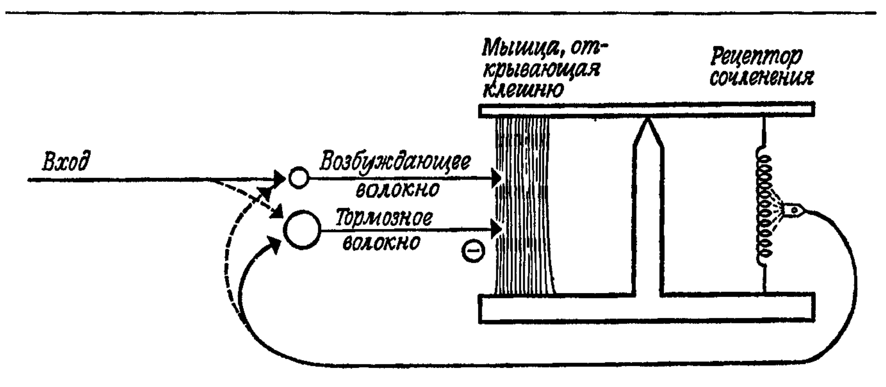


Рис. 15. Модель возможной организации рефлекторной системы, которая контролирует мышцу, открывающую клешню у краба [2617].

Общий смысл этого механизма еще предстоит выяснить; как известно, в регуляции тонических мышц брюшных сегментов тела рака действует центральное, а не периферическое торможение [1323].

3.5. ТОНКИЕ ДВИГАТЕЛЬНЫЕ НАВЫКИ (ТОЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ, SKILLED MOVEMENTS)

Движения, о которых шла речь в разд. 3.3, являются либо более или менее стереотипными и видоспецифичными, либо произвольными и индивидуально изменчивыми. У человека и других высших млекопитающих нельзя провести четкой границы между этими движениями и индивидуально приобретенными точными движениями. Хотя сложность регуляции с обратной связью в случае точных движений из-за разнообразия сенсорных модальностей значительно превосходит то, что мы видели в более простых случаях, рассмотренных выше в этой главе, по сути более сложные системы являются следствием этих простых механизмов. Исследования точных движений в большинстве случаев проводились на человеке, однако, очевидно, что механизмы, выявленные при этом, представляют собой варианты механизмов, имеющихся, но еще не исследованных у животных.

То, что при точных движениях проприоцептивная обратная связь от ранних фаз не может быть ответственной за установление более поздних фаз, как это происходит в случае простых систем с цепями рефлексов, часто явствует из временны́х соотношений. Так, Лешли [1455, 1459] указал, что такие точные движения, как движения пальцев пианиста, слишком быстры, чтобы здесь могла происходить корректировка под влиянием периферии. Однако необходимо учитывать величину выделяемых нами элементов движения; вполне возможно, что исполнение короткой последовательности звуков не зависит от обратных связей, тогда как связывание воедино следующих друг за другом последовательностей нуждается в такой регуляции [2540]. По существу, значение обратной связи в контроле точных движений выявляется только тогда, когда она прерывается или нарушается. Легче всего это сделать с экстероцептивной обратной связью. Дейч [572] изучал, каким образом певцам удается выдерживать ноту неизменной высоты. Практически высота взятой ноты почти всегда несколько колеблется. С помощью прибора, усиливающего громкость звука и одновременно задерживающего его восприятие певцом, Дейч проверил гипотезу, согласно которой поддерживать неизменную высоту звука удается, непрерывно корректируя постоянно возникающие отклонения. Эта коррекция делается только тогда, когда певец слышит свой голос и улавливает отклонение от «золльверта», а затем вновь корректирует себя, если первоначальная поправка приводит к противоположной ошибке (см. также [1750]).

В процессе речи наш слух постоянно контролирует сказанное, и нарушение этой обратной связи вызывает сильное расстройство речи. Если говорящий слышит свои слова не сразу, а с небольшой задержкой, то речь быстро становится бессвязной, голос начинает резко меняться по высоте и громкости, слова «наезжают» друг на друга. Как и прежде, говорящий пытается регулировать речь с помощью обратной связи, которая перестала быть адекватной.

Ясно, что такие регулирующие механизмы должны быть достаточно сложными. Нарушение речи в каждый данный момент является следствием расхождения между обратной связью, возникающей при восприятии только что сказанного, и обратной связью, которая должна была бы возникнуть. Смит [2236] подчеркивает, что нарушение, вызываемое запаздыванием обратной связи, зависит не только от степени задержки, но и от индивидуальных особенностей, а также от характера задачи (см. также [1490]).

Вмешательство в обратную связь в случае других сенсорных модальностей приводит к сравнимым нарушениям. Если испытуемый пишет, не видя своей руки непосредственно, но следя за ее изображением на телеэкране, то никаких нарушений не будет до тех пор, пока телекамера направлена под углом, соответствующим углу зрения испытуемого. Если же положение камеры изменить так, чтобы испытуемый видел на экране свою руку совсем под другим углом, то появляются нарушения. Подобным же образом задержка в обратной

связи вызывает путаницу в действиях операторов, следящих за мишенью, меняя настройку управления. Это происходит даже тогда, когда задержка короче, чем время их собственной реакции. Эти факты, по мнению Смита [2236], свидетельствуют о том, что контроль — непрерывный процесс, который нельзя описать на основе связанных в цепи элементарных реакций; впрочем, такой подход, по-видимому, менее плодотворен, чем попытки расшифровать действующие в этом процессе петли обратной связи (см. например, [429]).

Предполагаемая сложность механизмов, контролирующих точные движения, проявляется сразу же, как только мы начинаем исследовать, как паттерн мышечных сокращений должен зависеть от начальной позы. Один из способов выделения участвующих в этом процессов — представить себе, что движения выполняются как бы относительно «схемы тела» как организованной последовательности прошлых и воспринимаемых сейчас ощущений, накапливающихся каким-то образом в мозге [960]. Эта концепция критически рассмотрена Олдфилдом и Зангвиллом [1874] и нашла отражение в ряде более современных работ, которые мы будем обсуждать в гл. 20.

Поскольку точные движения производятся относительно первоначальной позы, система обратной связи на уровне спинной мозг — мышца, рассмотренная в предыдущем разделе, может быть лишь частью общей регулирующей системы. Проприоцептивные рефлексы от мышц и лабиринта оказываются слишком медленными для многих целей; поэтому должна происходить активация проприоцептивных рефлексов в ожидании напряжения. Таким образом, сохранение позы должно находиться под непрерывным контролем высших механизмов. По-видимому, на различных уровнях нервной системы действуют взаимосвязанные системы контроля с положительными и отрицательными обратными связями [1283, 1887], причем в этот процесс включены сложные взаимодействия между сенсо-моторной корой, мозжечком и стволом мозга. Так, мозжечок, видимо, играет определенную роль в сравнении реально осуществляемого движения по «данным» проприоцепторов с «золльвертом», получаемым из коры мозга. Таким образом, здесь имеется не только «золльверт», связанный с обратной афферентацией на уровне отдельной мышцы, но и подобные же системы контроля на высших уровнях, причем подстройка движения происходит на каждом из них (см., например, [1460]). Возможные механизмы рассмотрены Рачем [2073].

Практически мы ничего не знаем о том, каким образом могут действовать эти регулирующие системы на высших уровнях. Однако некоторые аспекты функционирования коры головного мозга у млекопитающих по крайней мере совместимы с представлением о таком множественном контроле. Например, классическая картина раздельных чувствительных и двигательных зон коры сейчас представляется явно неточной: у приматов соматические афференты достигают как прецентральной области (известной под названием «двигательной зоны»), так и постцентральной «чувствительной зоны», а пирамидный

тракт, видимо, берет начало как из постцентральных областей, так и из всей прецентральной области. Эта тесная связь между сенсорным и моторным путями согласуется с моделью регуляторной системы, основанной на обратных связях. Аналогично движения глаз могут быть вызваны путем раздражения «зрительной» коры, движения ушей — «слуховой» коры и т. д. Удаление прецентральной коры приводит к нарушению организации движений, которое проявляется в неловкости и неповоротливости, но не препятствует осуществлению поставленной задачи [1926, 1957]. Если обратиться к другой крайности, то создается впечатление, что осьминог вообще не способен научиться делать руками точные движения, потому что не может использовать проприоцептивную информацию о положении рук. По-видимому, при столь гибких руках механизм, необходимый для осуществления точных движений, должен быть уж слишком сложным [2552].

3.6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой главе рассмотрены способы, с помощью которых регулируется выработка поледовательностей движений. Основной поставленный нами вопрос можно сформулировать так: является ли последовательность мышечных сокращений, определяющих специфические движения, предопределенной с самого начала в центральной нервной системе или же более поздние фазы корректируются с помощью периферических раздражений, возникающих на ранних стадиях движения? В некоторых случаях последовательности движений явно определяются центрально. В других периферический вход играет определенную роль в управлении ритмом, фазой, силой или последовательностью мышечных сокращений. Эти периферические сигналы могут быть использованы различными путями, например для регуляции внутриконечностных или межконечностных рефлексов или в системе, позволяющей осуществлять точные корректируемые сокращения. У млекопитающих контроль с помощью обратной связи играет важную роль во всех движениях, причем контроль этот может быть чрезвычайно сложным и может состоять из целого ряда взаимосвязанных систем.

Таким образом, и мы еще неоднократно убедимся в этом в дальнейших главах, универсальные обобщения здесь сформулировать трудно. В данном случае объединяющие принципы скорее всего удастся найти при эволюционном и функциональном рассмотрении вопроса, поскольку природа и сфера действия периферического контроля, вероятно, варьируют у разных видов и зависят от функции движения. Например, можно ожидать, что периферический контроль более важен при локомоции в сложной наземной среде, чем при плавании; при манипуляциях с различными объектами, чем в стереотипных сигнальных движениях; у животных, у которых двигательные акты изменчивы, чем у животных с более или менее стереотипными

движениями. Однако в настоящее время изучено еще слишком мало видов и полученные данные не могут служить твердой основой для таких обобщений.

3.7. ВЫВОДЫ

1. Характер сложного движения может быть определен с самого начала в центральной нервной системе или может корректироваться с помощью периферических (проприоцептивных или экстероцептивных) раздражений, возникающих на предшествующих фазах движения. В этой главе в основном рассмотрены эксперименты, поставленные с целью оценить относительную роль центральных и периферических факторов.

2. Каждая особь и каждый вид имеют репертуар «фиксированных последовательностей движений» — стереотипных движений, регуляция которых не зависит от внешнего раздражения, хотя может зависеть от проприоцептивных источников входа.

3. Некоторые (но ни в коем случае не все) фиксированные последовательности движений ориентированы по отношению к окружающим объектам. В ряде таких случаев раздражители, ответственные за ориентацию, можно отделить от тех, которые в первую очередь вызывают само движение.

4. Сокращение сердца у омара и стрекотание цикад — примеры процессов, регуляция которых не зависит от периферического контроля. Другой пример — глотательные движения у млекопитающих.

5. Многие ритмические движения, такие, как полет саранчи, ходьба насекомых, плавание рыб и ходьба низших наземных позвоночных, зависят от центральных ритмических процессов, которые могут быть (в различной степени) независимыми от фазического входа, но обычно находятся под влиянием целого ряда периферических факторов.

6. У млекопитающих деафферентация конечности делает ее неспособной принимать участие в каких-либо движениях, кроме самых примитивных. Однако обучение новым движениям в какой-то мере возможно и для деафферентированной конечности.

7. Обратная связь, осуществляемая при посредстве мышечных веретен, обеспечивает механизм контроля градуальных мышечных сокращений у позвоночных. Совершенно другие механизмы обнаружены у беспозвоночных; в качестве примера рассмотрен механизм, регулирующий открывание клешни у рака.

8. Точные движения у человека (и, по-видимому, у многих других позвоночных) контролируются не только сигналами обратной связи от экстеро- и проприоцепторов, но также регуляторными системами, действующими на более высоких уровнях.

ГЛАВА 4

ЭФФЕКТИВНЫЕ РАЗДРАЖИТЕЛИ

В своей книге «Прогулки по миру животных и миру людей» фон Икскюлль [2439] описал, как оплодотворенная самка клеща заползает на куст и устраивается в таком месте, откуда она может упасть прямо на спину пробегающему зверю. Она может месяцами оставаться на ветке, не реагируя на звуки, запахи и другие изменения вокруг до тех пор, пока не уловит специфический раздражитель, действующий как сигнал отцепиться от ветки. Этот раздражитель — запах масляной кислоты, продукта выделения кожных желез млекопитающих, который служит предупреждением о появлении «кровяного блюда». Из сотен раздражителей, на которые клещ мог бы отреагировать, он выбирает лишь этот единственный, «словно лакомка, выковыривающий изюминки из пирога»,— пишет фон Икскюлль.

Подобный отбор раздражителей является составной частью любого поведения животного. В каждый данный момент органы чувств бомбардируются самыми разными формами физической энергии. На эту гамму раздражений животные реагируют избирательно: некоторые изменения энергии влияют на его поведение, другие — нет. Таким образом, очевидно, происходит своего рода отбор среди тех изменений энергии, которые воздействуют на животное. Кроме того, поскольку разные раздражения влияют на разные типы поведения, для каждого типа поведения, по-видимому, должен существовать оптимальный раздражитель или комплекс раздражителей; так, черви *Tubifex* служат раздражителем, побуждающим самца колюшки к еде, зеленые водоросли побуждают его к строительству, другой самец — к драке, а самка — к ухаживанию. Значение такого отбора подчеркивали многие исследователи [329, 1562, 2087, 2387, 2388]. В данной главе мы рассмотрим эксперименты, которые показывают, при каких условиях этот отбор происходит, какие изменения среды влияют на поведение животного и каковы оптимальные раздражители, вызывающие те или иные реакции.

Однако сначала мы должны рассмотреть смысл слов *раздражитель*, *стимул*, которые используются в работах по поведению в самых разных значениях, что иногда приводит к путанице [2457]. Эти понятия могут относиться к каким-то особенностям окружающей среды или к изменению этих особенностей; с другой стороны, они могут обозначать то, что вызывает наблюдаемую реакцию. Хотя называть раздражителями физические изменения, к которым животные, по имеющимся данным, нечувствительны, есть явное нарушение норм языка,

из дальнейших глав мы увидим, что часто невозможно с абсолютной уверенностью утверждать, имеется реакция или нет. Изменение в окружающей среде может, например, влиять на нервную систему, но не сказываться непосредственно на поведении; влияние этого изменения может быть различным в зависимости от состояния организма или от случайного сочетания других воздействий окружающей среды. Поэтому в нашей книге слова «стимул», «раздражитель» не обязательно подразумевают наличие явно выраженной реакции. Кроме того, мы всегда будем относить эти слова к физическим факторам, никогда не пользуясь ими для обозначения гипотетических явлений, постулируемых с целью объяснить изменения в поведении, как это часто бывает, например, когда применяют термин «внутренние стимулы».

4.1. ИЗБИРАТЕЛЬНАЯ РЕАКТИВНОСТЬ

Для оценки влияния какого-либо физического фактора на данную форму поведения обычно сравнивают реакции животного в двух ситуациях, различающихся по этому фактору: если реакции различны, значит, данный фактор существен. Конечно, термин «реакции» здесь намеренно используется в широком смысле. Всегда необходимо выбрать для измерения одну или несколько характеристик, например частоту, латентный период или интенсивность. Они могут не иметь тесной связи между собой, и поэтому целесообразно использовать несколько характеристик, чтобы оценить влияние раздражителя (см. разд. 8.1).

Практически мы часто начинаем со сравнения естественных ситуаций, влияющих или не влияющих на данную реакцию; это позволяет нам сделать предположение о природе эффективных раздражителей. Так, основываясь на наблюдении, что бабочка-капустница (*Pieris* sp.) в поисках пищи посещает голубые цветки и ее привлекает голубая обложка записной книжки, можно сделать вывод, что она реагирует на голубой цвет. На практике мы обычно также выделяем возможные сенсорные модальности до того, как исследуем признаки (или параметры) раздражителя, эффективно действующие в каждой из них. Эта операция иногда становится ненужной благодаря полевым наблюдениям, подобным только что упомянутому, или простым экспериментам. Например, мы обнаружили, что большая синица атакует свое изображение в зеркале. Отсюда можно сделать вывод, что для такой реакции достаточно одних зрительных раздражителей. В других случаях для определения сенсорных модальностей может потребоваться хирургическое вмешательство. Так, например, можно перерезать у птицы обонятельный нерв и посмотреть, повлияло ли это на ее пищевые реакции [1940], или отключать различные органы чувств у самок крыс, чтобы определить, как это сказывается на их реакциях по отношению к детенышам [200].

Для каждой сенсорной модальности можно выделить те признаки общей ситуации, служащей раздражителем, которые имеют отноше-

ние к данной реакции; для этого систематически изменяют ситуацию и оценивают влияние изменений на реакцию. Например, было показано, что самец трехиглой колюшки весной выбирает себе территорию и агрессивно встречает других самцов, проникающих на его участок. Заплывающие сюда самки гораздо реже подвергаются нападению, и их поведение может вызвать брачное поведение самца. В это время года у самцов колюшки (но не у самок) брюшко окрашено в красный цвет. Тер Пелквик и Тинберген [1908] показали, что красное брюшко играет очень важную роль в вызывании атаки владельца территории. Часть использованных ими моделей была лишь грубой имитацией колюшки, но все они были окрашены снизу в красный цвет; остальные модели очень напоминали колюшку, но не имели красного пятна снизу (рис. 16). Оказалось, что упрощенные модели с красным брюшком вызывают гораздо более ожесточенные атаки, чем модели второй группы, а это означает, что «красное пятно снизу» — основной раздражитель, вызывающий реакцию атаки, тогда как остальные морфологические черты имеют в данном случае лишь второстепенное значение. Характерные особенности поведения также играют определенную роль, поскольку модель, предъявленная головой вниз, что соответствует угрожающей позе самца, с большей вероятностью вызовет атаку, чем та же модель, расположенная горизонтально. Аналогично Тер Пелквик и Тинберген выделили две особенности, важные для вызывания первой фазы ухаживания самца — владельца территории за нерестовой самкой: вздувшееся брюшко самки и почти вертикальное положение тела при плавании (рис. 17).

Лэк [1432] исследовал признаки половозрелых самцов европейской зарянки *Erithacus rubecula*, вызывающие угрожающие действия со стороны других самцов — владельцев территории. Он помещал на территории диких самцов три типа раздражителей — чучела половозрелой зарянки с красным пятном на груди, чучела неполовозрелой зарянки (без такого пятна) и просто пучок красных перьев. Он обнаружил, что владельцы участков реагируют угрожающим поведением на пучок красных перьев почти так же, как и на чучело взрослой зарянки, причем эта реакция гораздо интенсивнее, чем реакция на чучело неполовозрелой зарянки. Таким образом, красный цвет оперения на груди является основным признаком, вызывающим угрожающее поведение.

Другие примеры эффективных раздражителей были выявлены Тинбергеном и Пердеком [2406] в результате детального исследования поведения птенцов чайки при выпрашивании корма. Сразу же после вылупления птенцы чайки начинают клевать одного из родителей в кончик клюва. Родитель отрыгивает пищу на землю, подбирает кусочек ее кончиком клюва и держит около птенца. Когда птенец клюет клюв родителя, ему попадают кусочки корма, которые он и проглатывает. У серебристых чаек, на которых ставились первые опыты, клюв желтый с красным пятном на кончике подклювья. Чтобы выяснить, какие особенности клюва взрослой птицы вызывают ре-

акцию птенцов, сравнивали воздействие групп картонных моделей. Модели каждой группы различались только по какой-либо одной особенности. На рис. 18 показана серия таких моделей. Длина полосы, нарисованной рядом, указывает на число реакций, вызванных каждой моделью в сбалансированной серии тестов. Оказалось, что

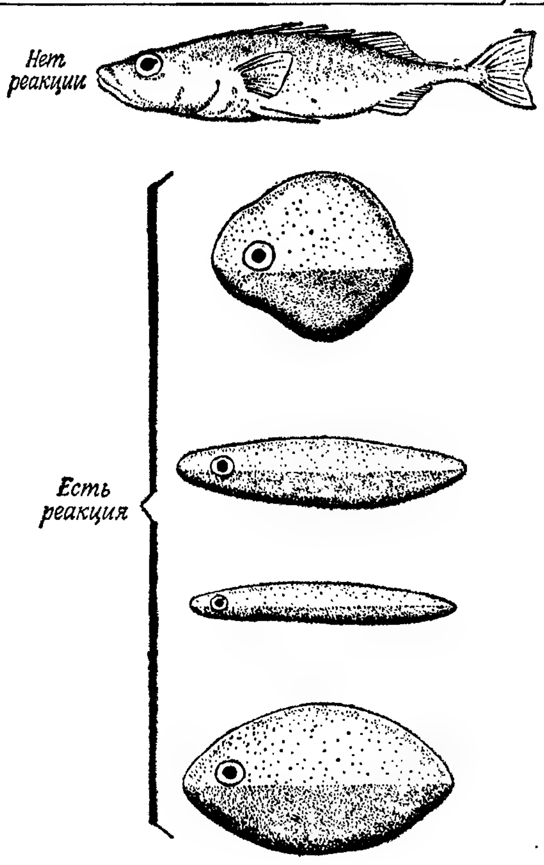


Рис. 16. Модели, использованные для выявления признаков, вызывающих агрессивное поведение у самца трехиглой колюшки [2388].

Четыре нижние модели окрашены снизу в красный цвет; они эффективно вызывают агрессивное поведение. Верхняя модель не имеет красного пятна на брюшке, но в остальном очень похожа на настоящую колюшку; она относительно малоэффективна.

наибольшую реакцию вызывают модели, расположенные достаточно низко и недалеко от птенца, движущиеся, имеющие удлиненную тонкую форму, направленные вниз и, кроме того, имеющие на конце красное пятно, контрастирующее с окраской модели. Следовательно, в этом случае важен не какой-то один, а несколько признаков раздра-

жителя. В то же время остальные особенности моделей не имели сколько-нибудь существенного значения: ни цвет головы, ни цвет клюва не влияли на реакцию птенцов.

Позднее Хейлмен [900], работая с другим видом чаек, *Larus atricilla*, обнаружил, что наиболее эффективным раздражителем, вызывающим клевки птенцов, является модель продолговатой или палочковидной формы шириной примерно 9 мм, направленная вертикально, движущаяся в горизонтальном направлении с частотой

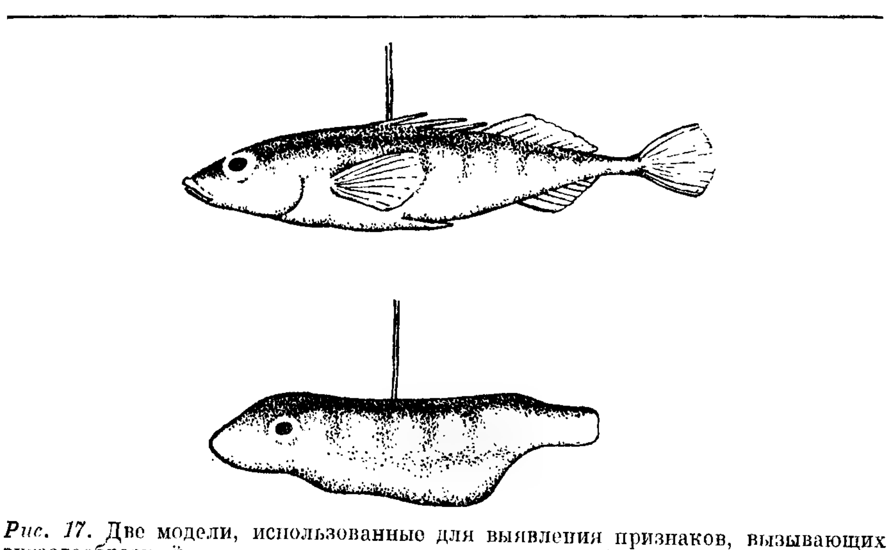


Рис. 17. Две модели, использованные для выявления признаков, вызывающих зигзагообразный танец ухаживания у самца трехиглой колюшки [2388].

Нижняя более грубая модель имеет раздутое брюшко и ее воздействие на самца более эффективно.

около 80 раз в 1 мин. Кроме того, эта модель должна контрастировать с фоном, причем нецветные модели эффективнее, когда они темнее фона. Из цветных моделей эффективнее те, которые окрашены в различные оттенки красного и синего. Модель более эффективна, когда располагается на уровне глаз и птенец может ее видеть обоими глазами.

В описанных экспериментах исследовались зрительные раздражители, но подобному отбору подвергаются раздражители всех сенсорных модальностей. Так, многие животные избирательно реагируют на звуки, издаваемые особями их собственного вида (например, рыбы нотрописы [2300] и цихлиды [1832], а также квакши, *Pseudacris streckeri* [1549]), и в нескольких случаях здесь удалось выделить эффективные признаки раздражителей. Особенно четко это было сделано при исследовании американской овсянки (*Zonotrichia albicollis*). Песня этого вида состоит из серии чистых тонов, что позво-

лило использовать искусственные песни, отличающиеся совершенно определенным образом от нормальных. Эти песни проигрывали диким птицам и оценивали, насколько они эффективны в вызывании приближения, атаки или ответной песни. Результаты этих опытов показали, что песня должна содержать неизменные чистые тоны без

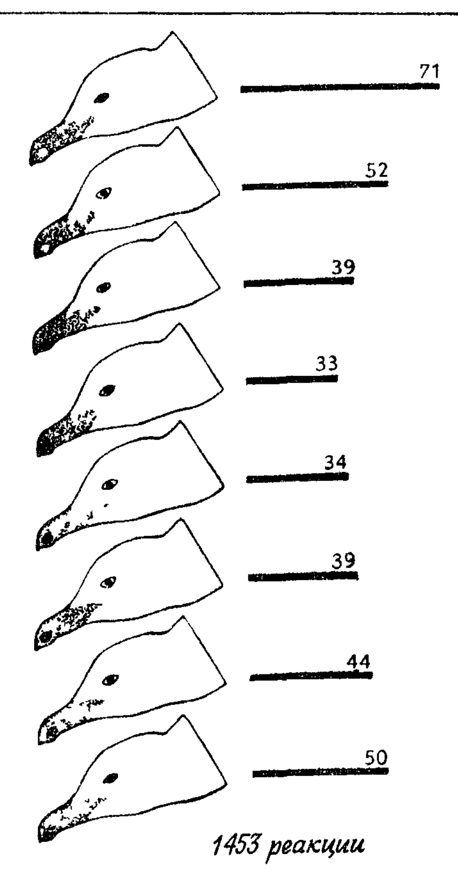


Рис. 18. Серия картонных моделей головы серебристой чайки [2388].

У всех моделей клюв серый, различаются лишь оттенки пятна. Длина полоски справа показывает число реакций, вызванных с помощью каждой модели в стандартизованной серии тестов

гармоник и других обертонов. Кроме того, длительность звучания чистых тонов может меняться только в определенных пределах, а интервалы между тонами всегда должны быть меньше определенного максимума. Изменения высоты тона последовательных звуков имеют меньшее значение. Другие признаки, очевидно, не влияют на эффективность песни. Например, прерывистый характер некоторых звуков,

а также их слитное исполнение, отмечающиеся в естественных песнях, не имеют сколько-нибудь заметного значения. Частота повторения звуков также может широко варьировать. Никак не воздействуют на исследуемые реакции изменения громкости и продолжительности песни (впрочем, в определенных пределах).

Обратимся теперь к химическим раздражителям. Известно, что многие растительноядные насекомые находят подходящие кормовые растения благодаря высокоспецифичной «химической» реактивности. Например, долгоносик *Sitona cylindricollis* реагирует на кумарин, выделяемый клевером, на котором это насекомое питается [917, 2381]. Аналогичным образом Уилсон [2623] нашел, что различные реакции у рабочих особей муравьев *Solenopsis saevissima* можно вызвать с помощью химических веществ, выделенных из других муравьев. Уилсон обнаружил значительную специфичность раздражителей для каждой реакции. Такие химические сигналы иногда называют «феромонами» [1298].

Многие реакции могут быть вызваны сигналами нескольких сенсорных модальностей. Выпрашивание корма птенцами чаек и воробьиных птиц на определенном этапе может быть вызвано как зрительными, так и слуховыми раздражителями [2404, 2406]. Бич и Джейнс [200, 201] показали, что материнское поведение у крыс, имевших соответствующий опыт, можно вызвать раздражителями нескольких сенсорных модальностей. Разумеется, если реакция зависит от воздействия сигналов разных модальностей, то это не означает, что внутри каждой из этих модальностей не происходит отбора [1457].

Другие примеры избирательной реактивности по отношению к естественным раздражителям приведены в табл. 1. В каждом случае одни особенности естественного объекта важны для вызывания рассматриваемой реакции, тогда как другие имеют не более чем второстепенное значение. Даже не имея сколько-нибудь строгого определения «эффективного признака раздражителя», мы можем утверждать, что некоторые реакции вызываются немногими признаками, другие — многими, но при этом всегда происходит отбор. Когда реакция зависит от одних признаков гораздо больше, чем от других, эти признаки часто называют «сигнальными раздражителями» [2087]. Обычно этот термин используется для обозначения признаков, специфически эффективных в какой-либо одной реакции; следует, однако, отметить, что экспериментальные методы, описанные нами в этом разделе, не могут дать какого-либо подтверждения на этот счет [1480, 2139, 2140]. Этот вопрос мы будем обсуждать ниже, в гл. 5.

Поскольку обычно бывает важно соотношение признаков раздражителя, лишь в очень немногих случаях сигнальные раздражители удается распределить по единой физической шкале. Так, в опытах Тинбергена, исследовавшего раздражители, вызывающие агрессивные реакции у самцов колюшки, красное пятно оказалось более

Таблица 1

НЕКОТОРЫЕ ПРИМЕРЫ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ РЕАКТИВНОСТИ

Видоспецифичные реакции на отдельные признаки естественных объектов

Вид	Реакция	Главные признаки	Второстепенные признаки	Источник данных
Тутовый шелкопряд	Приближение самца к самке	Специфический запах самки	Другие запахи Зрительные раздражители	[384]
Жук-плавунец (*Dytiscus*)	Схватывание добычи	Химические и тактильные раздражители	То же	[2388]
Бабочка-бархатница (*Eumenis semele*)	Брачный полет самца	Темная окраска Характер движения Расстояние	Форма	[2405]
Бабочка-перламутровка (*Argynnis paphia*)	То же	Цвет Частота мельканий Размер	Черный рисунок Форма	[1630]
Богомол	Схватывание добычи	Расстояние Характер движения	Размер, форма, направление, цвет, запах	[2013]
Рабочие особи медоносной пчелы	Выпрашивание пищи	Специфический запах от головы Тактильное раздражение от усиков	Тело Окраска и форма головы	[742]
Рабочие особи медоносной пчелы	«Укус»	Темный цвет Запах пчелиного яда Запах человеческого пота Движение	Общий запах пчелы	[743]

Вид	Реакция	Главные признаки	Второстепенные признаки	Источник данных
Лосось (*Salmo alpinus*)	Атака	Красный цвет	Размер, форма	[678]
	Выбор места для гнезда	Зрительные раздражители от гравия	Тактильные раздражители от гравия	
Этеостома (*Etheostoma blennioides*)	Откладка икры	Структура дна	Запах	[2633]
			Цвет	
Цихлида (*Apistogramma* sp.)	Приближение мальков к родителю	Движение	Форма	[1414] (см. также [1420])
		Цвет	Размер	
Индейка	Бегство от летящего хищника	Отношение скорости и размера	Форма	[1818, 2121]
Курица	Защита цыплят матерью	Тревожный призыв	Зрительные раздражители	[365]
Курица	Садка	Приседание	Вторичные половые признаки	[408, 710]
Euphagus cyanocephalus	Поведение самца при спаривании	Поза	Цвет глаз	[1159]
		Голова или хвост (или и то и другое) подняты	Цвет задней части тела	
		Цвет передней части тела	Крылья	
Снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*)	Реакция тревоги	Зрительные раздражители	Специфические очертания хищника	[1401]
		Выпуклая поверхность		
		Окрашенная поверхность		
Серебристая чайка	Закатывание яиц	Пятнистость, размер, цвет	Форма	[102, 103]
Белая мышь	Возвращение в гнездо детенышей неопытной самкой	Крики детенышей	Зрительные и обонятельные раздражения от детенышей	[1864]

эффективным, когда оно было расположено на нижней стороне модели, чем на верхней (см. также Берендс [101]). Еще более интересный случай — реакция бегства у индеек при виде летящего хищника. Лоренц и Тинберген обнаружили, что эта реакция может быть вызвана с помощью довольно простой движущейся модели, показанной на рис. 19. У птиц, которые прежде жили на воле и привыкли к другим птицам данной местности, эта модель вызывала реакцию бегства, если ее перемещали коротким концом вперед («модель ястреба»), и не вызывала реакции, если двигалась в обратную сторону («модель

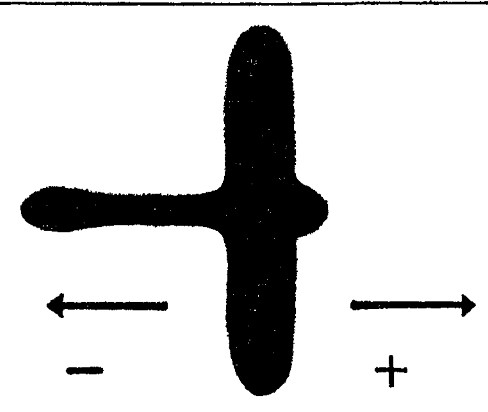


Рис. 19. Картонная модель, с помощью которой вызывали реакцию бегства у индюшат [по 2388].

Эта модель эффективна только тогда, когда движется вправо.

гуся») [2387]. Впрочем, случай этот спорен, и поэтому мы лишь отметим, что здесь мы имеем дело с различной реактивностью к двум моделям. Более подробно мы рассмотрим этот вопрос ниже (см. разд. 21.4).

Тинберген и Куенен [2404] исследовали раздражители, заставляющие птенцов дрозда *(Turdus merula)* раскрывать клюв и вытягивать шею (gaping response). Здесь перед нами еще один пример важной роли именно соотношения признаков раздражителя. Реакция птенцов (примерно через восемь дней после вылупления) вызывается и направляется зрительными раздражителями; птенец вытягивает раскрытый клюв по направлению к голове родителя. Когда птенцам предъявляли модели, изображенные на рис. 20, они вытягивали шею к меньшей «голове» меньшей модели и к большей «голове» большей модели. Таким образом, в данном случае важен, по-видимому, не абсолютный размер объекта, служащего раздражителем, а его относительный размер по сравнению со всей моделью.

Трудности в выявлении эффективных признаков возникают не только в связи с важной ролью соотношения признаков в определе-

нии реакции. Позже (см. разд. 5.1) мы увидим, что организм может реагировать на переменные величины как первого, так и более высоких порядков, на градиенты физических переменных и на скорости изменения этих градиентов. В тех случаях, когда значение имеет соотношние признаков или особенности более высокого порядка, попытка выделить простые физические переменные сложного раздражителя часто составляет лишь первый шаг. В связи с трудностями в определении важных особенностей раздражителя следует помнить, что выделяемые экспериментатором «характерные признаки» для животного могут быть несущественными.

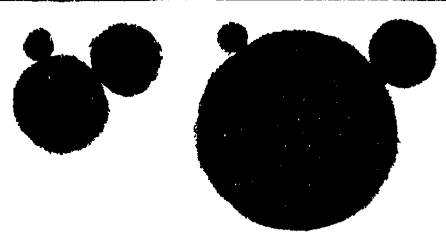


Рис. 20. Картонные модели, использованные для изучения реакции выпрашивания корма у птенцов дрозда [2388].

Птенец раскрывает клюв и вытягивает шею по направлению к меньшей «голове» левой модели и большей «голове» правой. Это показывает, что направление реакции определяется не абсолютным размером головы, а соотношением размеров головы и тела.

Здесь необходимо подчеркнуть еще три узловых момента, касающихся методологии проведения подобных экспериментов. Во-первых, интенсивность реакции на любой раздражитель изменяется в зависимости от внутреннего состояния реагирующих животных. Самец колюшки ведет себя агрессивно только в определенное время года и лишь тогда, когда находится на собственной территории. Даже в это время его готовность к агрессивным действиям различна в зависимости от стадии цикла размножения. Меняется не только интенсивность реакции на определенный раздражитель, но и различие в силе реакций на два раздражителя. Зимой ни одна модель, показанная на рис. 16, не вызывает реакции атаки, но когда самец находится в состоянии наивысшей агрессивности, все эти модели вызывают немедленную и максимальную реакцию. Искусство экспериментатора заключается в выборе животных, находящихся в промежуточном состоянии, когда различия в действии моделей проявятся наиболее полно. Кроме того, эксперимент следует строить с таким расчетом, чтобы уравнять воздействия предшествующих тестов на разные группы испытуемых. В опытах с людьми такие воздействия могут оказаться очень важными [2542] и сложными [1003]; это справедливо и для животных (гл. 13).

Далее, необходима максимальная осторожность в определении различий между двумя сложными раздражителями, один из которых

оказался более эффективным, чем другой. Различие, совершенно очевидное для экспериментатора, может не иметь значения для животного.

Третье замечание касается различения раздражителей, вызывающих реакцию и направляющих ее. Если раздражители предъявляются последовательно, то при этом вскрываются в основном те их особенности, которые вызывают реакцию. В то же время при предъявлении пар моделей можно выявить относительную направляющую роль двух раздражителей. В тех случаях, когда инициирование и определение направления реакции зависят от разных признаков раздражителя, следует особенно внимательно анализировать характер теста [734, 2405].

Определив в подобных экспериментах признаки объекта, важные для данной реакции, можно построить модель, в которой те или иные из этих признаков будут усилены по сравнению с естественными, и получить «сверхнормальный» раздражитель. Так, у кулика-сороки (*Haematopus ostralegus*) реакцию закатывания яиц легче вызвать с помощью яйца в несколько раз крупнее нормального, чем с помощью обыкновенного яйца [2387]. У только что вылупившегося птенца серебристой чайки реакцию выпрашивания гораздо легче вызвать предъявлением красной вязальной спицы с тремя белыми полосками возле кончика, чем объемной гипсовой модели головы. В данном случае в модели скомбинированы в утрированном виде именно те особенности естественного раздражителя (контрастная красно-белая граница и другие, перечисленные в начале раздела), которые важны для вызывания реакции [2390].

В рассмотренных примерах сигнальные раздражители, важные для определенной реакции, примерно одинаковы для всех представителей вида. Все самцы колюшки на своей территории агрессивно реагируют на модели с красным брюшком. Все недавно вылупившиеся птенцы серебристой чайки клюют модели, имеющие особенности, перечисленные на стр. 69—70. В самом деле, почти во всех этих экспериментах большому числу особей последовательно предъявляли те или иные модели и определяли, какая модель вызывает наиболее интенсивную реакцию. Этот метод может дать сведения о признаках раздражителя, одинаково эффективных для всех представителей данной популяции, и четкие результаты можно получить лишь в том случае, если особи, составляющие эту популяцию, ведут себя сходным образом. В большинстве экспериментов, рассматривавшихся до сих пор, такое сходство было очевидно, так как различия в жизненном опыте у особей, составляющих подопытную группу, мало сказывались на реактивности в отношении специфических признаков раздражителя.

Такой экспериментальный подход привел к ошибочной точке зрения, что избирательность реактивности характерна только для видоспецифичных реакций [2388]. В тех случаях, когда разные особи реагируют на различные свойства целого объекта, но данные по раз-

ным особям сгруппированы вместе, отбор различных признаков раздражителя выявить не удается, но тем не менее он происходит. Например, Конорски [1388] показал, что при решении задач на различение собаки не используют всю информацию, содержащуюся в предъявленных раздражителях, а отбирают только часть ее, отбрасывая остальное. Другие примеры индивидуальной избирательности в отношении раздражителей приведены в гл. 6 и 21. Мы увидим, что отбор сигналов зависит от ряда факторов, в частности от характера задачи и от предварительного индивидуального опыта.

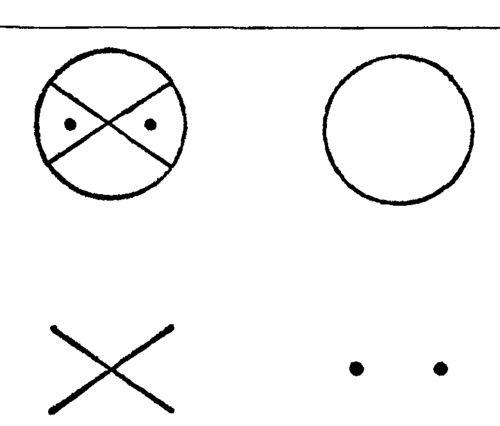


Рис. 21. Раздражители, использованные для определения приложимости правила гетерогенной суммации к реакциям у грудных детей [306].

Сложный раздражитель (вверху слева) состоит из трех частей, показанных на рисунке отдельно.

В тех случаях, когда на реакцию влияет несколько признаков в разных сенсорных модальностях или когда несколько разных признаков действуют в одной модальности, они могут дополнять друг друга. Например, действия самца бабочки-бархатницы (см. также стр. 93) зависят от характера движения предъявляемой модели, имитирующей самку, от интенсивности ее темной окраски и от расстояния. Отсутствие любого из этих признаков может быть компенсировано усилением другого: светлая модель вблизи столь же эффективна, как темная модель на расстоянии. Это явление положено в основу правила суммации раздражений [1564, 2179, 2180], или гетерогенной суммации [2388], которое иногда справедливо (качественно) для индивидуально выработанных условных реакций, точно так же как и для видоспецифичных [108]. Согласно этому правилу в его крайнем выражении, общее число реакций, вызываемых отдельными элементами сложного раздражителя, предъявляемыми последовательно, равно числу реакций, вызываемых ситуацией в целом. Это явно противоречит основному положению гештальт-психологии, а именно что целое является чем-то большим, нежели сумма его частей (см., на-

пример, Коффка [1373]). Клопфер [1363] высказал мысль, что эти два принципа действуют на разных уровнях: правило гетерогенной суммации справедливо для животных, стоящих на низших уровнях организации, а гештальт-принцип — для высокоразвитых организмов.

Здесь имеет также значение онтогенез, поскольку приложимость правила гетерогенной суммации зависит от возраста организма: чем

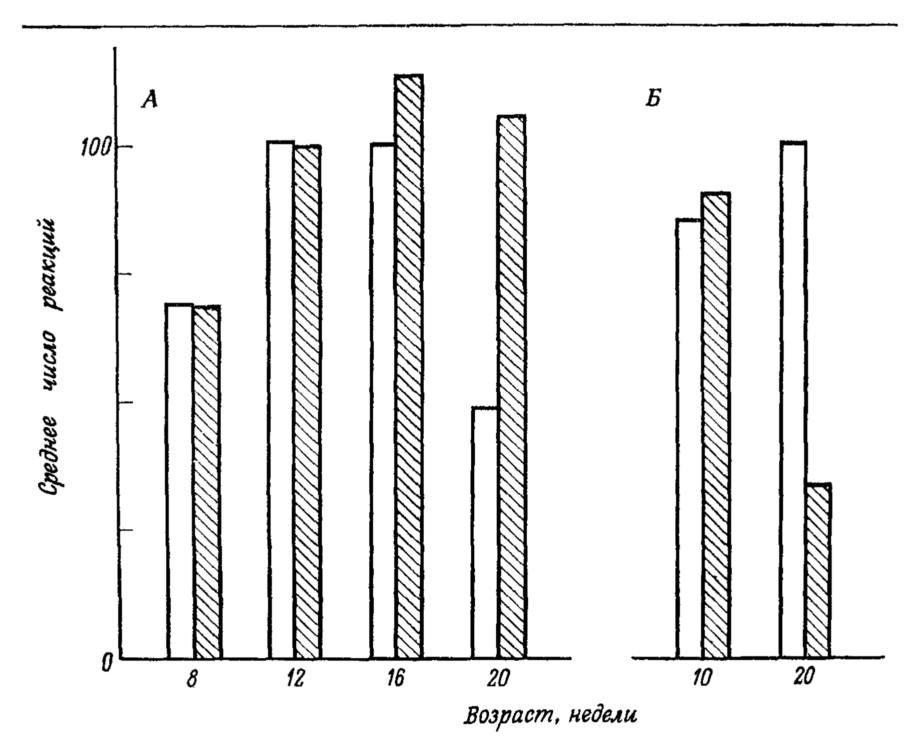


Рис. 22. Эффективность действия «целого» и «частей» определенной конфигурации раздражителей после того, как реакция выработана на «целое» (*А*) или на «части» (*Б*) [306].

Незаштрихованные столбцы показывают общее среднее число реакций на «части», заштрихованные столбцы — среднее число реакций на «целое».

возраст больше, тем менее адекватным оказывается это правило. Эксперимент, подтверждающий это, был описан Бауэром [306]. Грудных детей научили поворачивать голову при предъявлении раздражителя, показанного на рис. 21 (вверху слева). Для подкрепления реакции с ребенком играли в «ку-ку» (по 15 с). После того как реакция была выработана, экспериментатор оценивал генерализацию, предъявляя в течение пятнадцатисекундных периодов условный раздражитель (рис. 21, вверху слева) и его элементы (остальные фигуры

на рис. 21). Это длилось до тех пор, пока не происходило полное угашение реакции. Как показано на рис. 22, в опытах с 8- и 12-недельными детьми правило гетерогенной суммации подтверждается удивительно точно, но у 16- и 20-недельных детей вся фигура вызывала больше реакций, чем общее число реакций, вызываемых ее частями. Во втором эксперименте детей обучали реагировать на части фигуры, а затем проверяли их реакции на целую фигуру и на ее части, так же как и в предыдущем эксперименте. Вновь оказалось, что у 10-недельных детей разница очень незначительна, но у 20-недельных детей число реакций на целый раздражитель было *меньше*, чем средняя сумма реакций на предъявление частей. Бауэр объясняет эти результаты тем, что с возрастом увеличивается скорость извлечения информации и, кроме того, возрастает число предметов, за которыми ребенок может одновременно следить.

Заключение

Описанные результаты получены с помощью одного основного метода. Животному предъявляли раздражители, различающиеся по определенным физическим признакам, и если при этом реакция изменялась, то отсюда следовал вывод, что данные признаки важны для рассматриваемой реакции. С помощью этого метода было показано, что для каждого типа поведения важны лишь некоторые признаки раздражителей, другие же имеют лишь второстепенное значение; всегда происходит отбор раздражителей или фильтрация потенциального сенсорного входа. Разумеется, бывает и так, что некоторые признаки, оказавшиеся важными для одной реакции, могут быть столь же важны и для других. Их специфичность можно оценить только путем изучения различных реакций (гл. 5 и 6).

Подобные эксперименты показывают, что некоторые аспекты общей стимульной ситуации более важны, чем другие, однако с помощью таких экспериментов нельзя доказать, что какие-то аспекты *не* имеют значения. В действительности зарянки на своей территории угрожают и неполовозрелым особям, а самцы колюшки иногда атакуют модели без красного брюшка [2388]. Отрицательные результаты являются лишь свидетельством, но не доказательством того, что данная характеристика не имеет значения для реакции. Дальнейшие эксперименты могут подтвердить, а могут и не подтвердить такое предположение. Если тот или иной признак оказывается неэффективным в отношении одной реакции, он может тем не менее влиять на другие. Наконец, если он не сказывается ни на одной из исследуемых реакций, можно предположить, что органы чувств животного вообще не реагируют на него. Прежде чем пойти дальше, мы должны обсудить некоторые методы, используемые для оценки возможностей органов чувств.

4.2. ПРЕДЕЛЫ ВОЗМОЖНОСТЕЙ СЕНСОРНОГО ОСНАЩЕНИЯ

Ни один организм не обладает органами чувств, которые могли бы улавливать все возможные физические изменения в окружающей среде. Это совершенно очевидно, однако дивергенция сенсорных возможностей очень широка, и животные могут реагировать совсем не на те характеристики объекта, по которым этот объект распознаем мы сами.

Физиологические данные

Наиболее прямой способ исследования способности различных органов чувств улавливать изменения в окружающей среде — отведение сигналов от рецепторов или самих сенсорных путей. Этим методом Сэнд [2098] установил, что каналы боковой линии скатов чувствительны к движению воды; Аутрум и Штумпф [86] показали, что некоторые омматидии глаза пчелы могут отличать поляризованный свет от неполяризованного такой же яркости; Шнейдер [2131, 2132] выяснил, что определенные обонятельные рецепторы в антеннах самца бабочки-сатурнии чувствительны лишь к веществам, выделяемым самкой, и очень немногим другим веществам. Бейдлер и сотр. [220] регистрировали активность барабанной струны при электрическом раздражении вкусовых рецепторов млекопитающих и показали, что существуют видовые различия в чувствительности этих рецепторов. Например, грызуны сильнее реагируют на раствор хлористого натрия, чем хлористого калия, а у некоторых хищников наблюдается обратная закономерность; сахароза легко вызывает реакцию у хомячков и морских свинок и не вызывает реакции у кошек. Ролс [1971], регистрируя активность на уровне нижнего двухолмия, получил детальные данные о слуховой чувствительности хомячков (*Peromyscus*) и мышей (*Mus*) к звукам разной высоты. Другие подобные исследования описаны в работе Розенблита [2048].

Регистрация активности одиночных волокон показывает, что многие сенсорные клетки в норме чувствительны более чем к одной форме энергии. Одиночные нейроны в язычном нерве кошки могут быть активированы путем механического или термического раздражения языка [1010], а одиночные нейроны в статоцисте омара чувствительны как к положению тела, так и к ускорению. В то же время чувствительность некоторых рецепторных клеток отличается высокой специфичностью. Например, мухи (*Phormia regina*, *Calliphora erythrocephala*) пьют, когда один из волосков лабеллюма коснется воды или сахарного раствора; электролиты тормозят эту реакцию. На кончике волоска лабеллюма находятся дендриты трех-пяти сенсорных клеток. Каждая из этих клеток обладает специфической химической чувствительностью, и возможно, что клетка, чувствительная к электролитам, связана с реакцией избегания, а другие (чувствительные к сахару, воде и т. п.) — с реакцией глотания [566, 570, 1088, 1089,

1883]. По-видимому, на этом же принципе основано действие вкусового аппарата гусениц некоторых видов (*Bombyx mori*, *Galleria mellonella*, *Philosamia cynthia*, *Pieris brassicae*, *Protoparce sexta*). На максиллах гусениц имеется по две стилоконические сенсиллы, являющиеся органами вкуса. Каждая сенсилла содержит четыре вкусовые клетки. Известно, что эти клетки специфически чувствительны к обычным химическим веществам, таким, как вода, соли, сахара и кислоты. Кроме того, у гусениц имеются клетки, чувствительные к соответствующим фагостимулянтам, например глюкозидам горчичного масла (*Pieris brassicae*) или к репеллентам — различным алкалоидам и флавоноидам (*Bombyx mori*) [1233, 2155, 2156]. Следовательно, в подобных случаях специфичность реактивности организма может зависеть от специфичности рецепторов (другие примеры можно найти в работе Лизенфельда [1518] и в обзоре Марлера [1655]. Такое ограничение чувствительности следует рассматривать как специализацию (в эволюционном смысле): более широкий диапазон чувствительности — примитивный признак.

Интересно рассмотреть противоположный случай — избирательную потерю реактивности у кузнечиков, хотя здесь речь идет о восходящем чувствительном вставочном нейроне на пути от слухового органа к мозгу. Мак-Кей [1606] нашел, что в исследуемом диапазоне частот (от 2 до 40 кГц) вызванная реакция вставочных нейронов усиливалась с увеличением амплитуды звукового сигнала, за исключением неожиданного «провала» в реактивности при частоте 15 кГц; именно это и есть доминирующая частота видовой песни. Физиологические характеристики этого нейрона дают основание предположить, что он является одним из звеньев механизма, обеспечивающего реакцию избегания.

Данные изучения поведения

Отчасти вследствие того, что сенсорные клетки могут быть чувствительны более чем к одной форме энергии, применение физиологических методов для исследования возможностей органов чувств может приводить к ошибкам, очевидным с поведенческой точки зрения. Ударом по глазному яблоку можно вызвать изменение последовательности импульсов в зрительном нерве, однако из этого вовсе не следует, что глаз служит механорецептором. Кроме того, даже когда физиологическая методика подтверждает, что сам орган чувств реактивен к данному признаку раздражителя, мы не можем быть уверены в том, что изменения этого признака повлияют на поведение. Хотя отведение от сетчатки кошки четко указывает на наличие цветового зрения, подтверждение этого на уровне поведения было получено лишь с большим трудом ([1694, 2177]; см. также обзор [471]).

Поэтому при изучении поведения поведенческий метод оценки чувствительности во многих случаях служит необходимым дополнением к явно более точному физиологическому методу. Часто непос-

редственную поведенческую реакцию на изменение какого-либо параметра раздражителя можно использовать как показатель чувствительности организма. Примеры можно найти в исследованиях реакции различных членистоногих на изменение направления плоскости поляризации света (рис. 23): когда плоскость поляризации поворачивается, животные изменяют направление движения ([117] и другие цитированные работы). Аналогично если мы видим, что самец

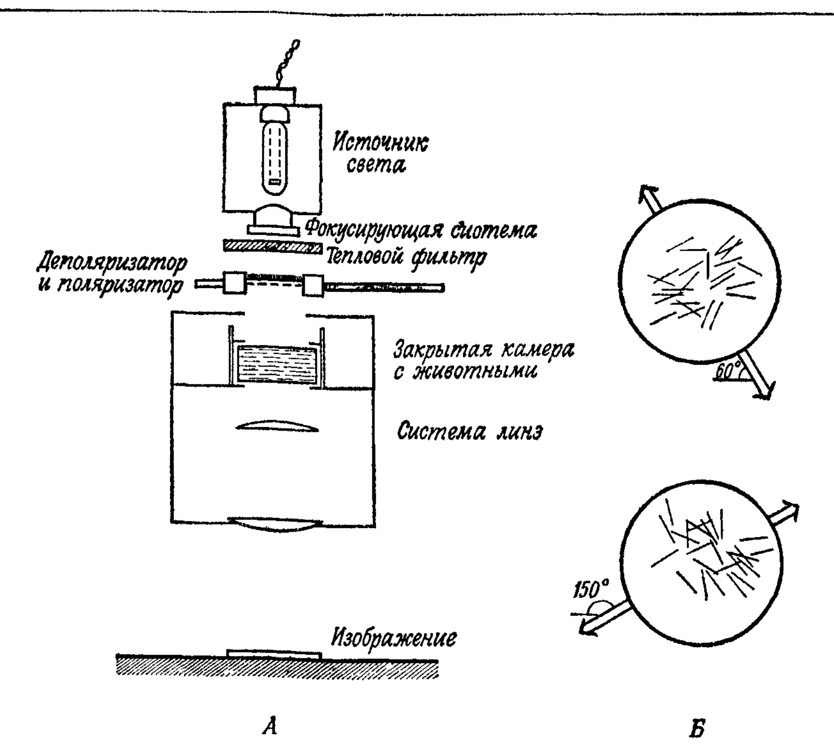


Рис. 23. Ориентация мелких ракообразных *Mysidium* в поляризованном свете [117].

А. Аппаратура для определения ориентации *Mysidium* при освещении пучком поляризованного света. *Б*. Данные, полученные для различных направлений плоскости поляризации света.

бабочки реагирует на то место, где перед тем сидела самка, то можем сделать вывод, что он чувствителен к какому-то химическому веществу, которое служит индикатором ее недавнего присутствия [384].

Однако подобный метод может быть использован только в тех случаях, когда рассматриваемое изменение раздражителя регулярно вызывает различимую реакцию. Более широко применим метод с использованием условнорефлекторной методики: если животное можно научить реагировать на две ситуации по-разному, значит, оно спо-

собно различать эти ситуации. Например, недавно с помощью такого метода было показано, что некоторые рыбы (*Gymnarchus*, *Gymnotus* и др.) чувствительны к изменениям окружающего их электрического поля [1547]. Предварительные эксперименты показали, что подплывая к проволочной петле, опущенной в воду, рыба резко отдергивается или отклоняется. Исходя из этого были поставлены опыты по выработке условных рефлексов. В заключительной серии опытов рыб обучали реагировать на магнит, который помещали за ширмой

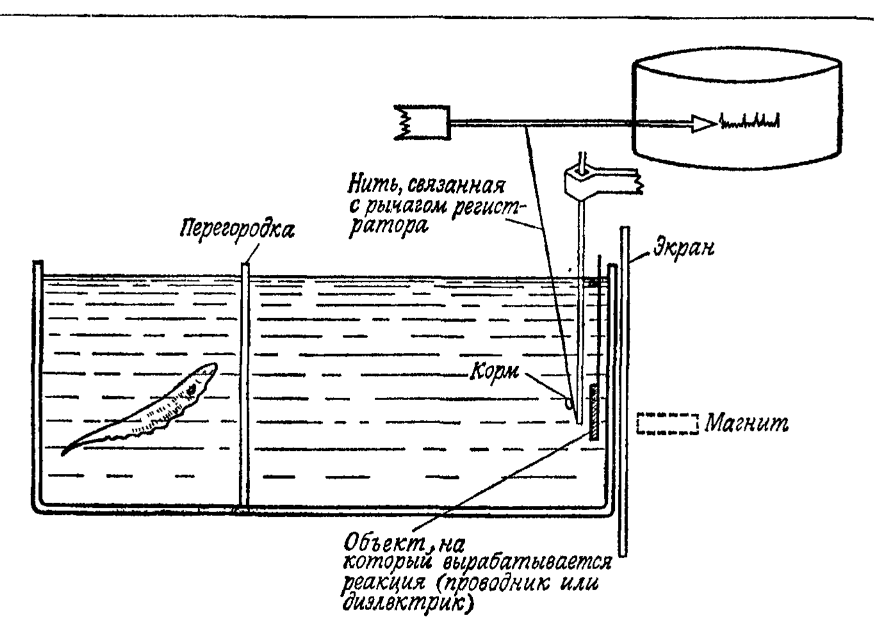


Рис. 24. Аппаратура для выработки реакций у электрических рыб на проводники и непроводники или на постоянный магнит, помещаемый за стенкой аквариума [1547].

вне аквариума. Аппаратура показана на рис. 24. Одну рыбу обучили брать корм, когда магнит был на месте, и отказываться от корма (в течение 30 с), когда магнита не было (в последнем случае за неправильной реакцией следовало легкое наказание). Другую рыбу обучали выполнять противоположную задачу. Последние опыты проводились в полной темноте, чтобы избежать каких-либо случайных зрительных раздражений (см. также Лиссманн и Мэчин [1548]).

Часто необходимо не просто узнать, реагирует ли животное на данный раздражитель, но также выяснить, какое минимальное раздражение или минимальное изменение раздражителя по одному параметру оно может различить. Точный метод определения этого включает «процедуру слежения», во время которой подопытное животное

непрерывно регулирует величину раздражителя, удерживая ее на заданном уровне. Например, чтобы исследовать чувствительность голубей к свету различной длины волны, их обучали клевать один рычаг, когда они видели пятно света (раздражитель) заданной длины волны, и другой рычаг, когда такого пятна не было видно. Эти удары клювом по рычагу регулировали интенсивность пятна, уменьшая его в первом случае и увеличивая во втором. Таким образом, интенсивность пятна периодически изменялась так, что она незначительно отклонялась в ту или иную сторону от порога восприятия голубя. Аппаратура, использованная в этом опыте, показана на рис. 25. Удары

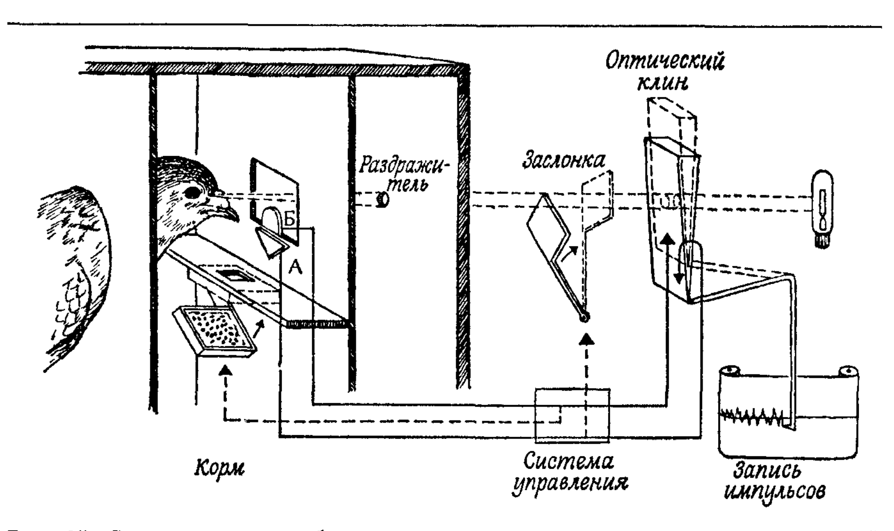


Рис. 25. Схематическое изображение установки для «слежения», применяемой при определении порога восприятия света данной длины волны у голубя [282]. Пояснения см. в тексте

по ключу *А* заставляли опускаться оптический клин и приводили к уменьшению интенсивности света, а удары по ключу *Б* приводили к ее повышению. Чтобы поддержать реакции птицы, удары клювом по ключу *Б* подкрепляли пищей; разумеется, такое подкрепление можно было давать только тогда, когда свет не был виден. Поскольку экспериментатор не знал, видит голубь свет или нет (ведь именно это он и хотел выяснить), клевки по ключу *Б* подкрепляли кормом через случайные промежутки времени. При этом сначала при ударе по ключу *А* полностью выключался свет — поворачивалась заслонка, преграждавшая путь световому лучу. Поскольку клевки по ключу *А* всегда уменьшали интенсивность, а подпороговая интенсивность была обязательным условием, при котором клевок по ключу *Б* иногда подкреплялся, то и реакции на ключ *А* поддерживались столь же хорошо. Несмотря на то что «птица клюет ключ *А*, чтобы выключить свет,

а ключ *Б* — чтобы получить пищу» (Блаф [283], стр. 359), заслонка и подкрепление «вставлены» в последовательность слежения лишь с частотой, необходимой для поддержания реакций. Слежение без подкрепления показано на первых двух схемах рис. 26; далее клевки по ключу *А* закрывают заслонку и, наконец, клевки по ключу *Б* приносят корм. Более подробное описание этого метода вместе с обзором исследований сенсорных процессов при помощи выработки оперантного условного рефлекса можно найти в работе [283].

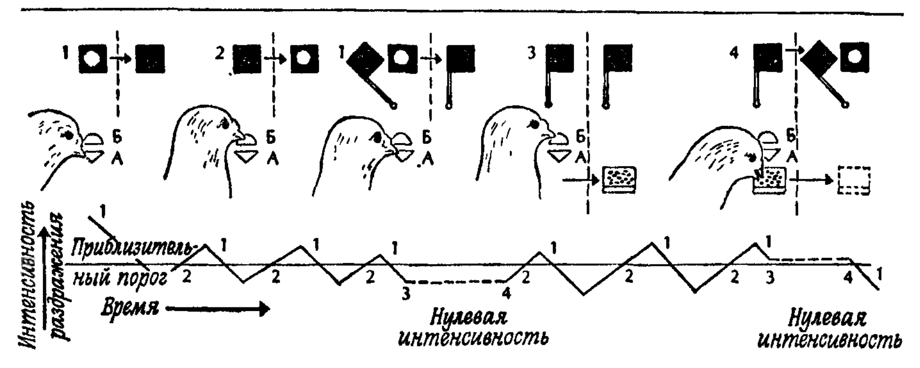


Рис. 26. Последовательность событий во время процедуры «слежения» (опыт проводится с помощью установки, показанной на рис. 25) [282].

Птица клюет ключ *А*, когда видит свет, и ключ *Б*, когда не видит его. В большинстве случаев удары клювом по ключу *А* приводят к снижению интенсивности света (*1*), а удары по ключу *Б* повышают ее (*2*). Изредка со случайными интервалами вводится подкрепление, когда птица клюет *А* (*1*), поворачивается заслонка (*3*, интенсивность нулевая), а после удара по ключу *Б* дается подкрепление (*4*). Затем заслонка вновь открывается, и процесс «слежения» продолжается.

Одно дело — показать, что животное воспринимает данную переменную, характеризующую раздражитель, но совершенно другое — доказать, что восприятие отсутствует. Пожалуй, наиболее действенный метод, позволяющий доказать, что животное нечувствительно к раздражителю,— попытаться обучить животное избегать болевого шока, который сочетается с этим раздражителем. Например, ослепленные осьминоги легко обучались различать предметы разной текстуры (если осьминог подносил ко рту один из предметов, то ему давали кусочек рыбы, а за выбор другого предмета он получал удар электрическим током). Однако даже после длительной тренировки осьминоги не могли научиться различать сходные предметы, отличающиеся друг от друга только по весу (рис. 27). Поскольку в обоих случаях условия экспериментов были одинаковыми, различие в результатах, как пишет Уэллс [2550], «вряд ли может означать что-либо иное, нежели то, что осьминог не способен распознавать предметы по их весу». Однако Уэллс подчеркивает, что осьминог может реагировать на разницу в весе каким-то другим образом — ведь это явно происходит, поскольку осьминоги регулируют мышечное на-

пряжение в щупальцах в соответствии с весом предметов, которыми они манипулируют. Создается впечатление, что у осьминога, как и у позвоночных [1707], скорее всего имеются две механосенсорные системы — одна производит только локальную регулировку мышечного напряжения, а другая посылает информацию в высшие отделы нервной системы и, таким образом, может использоваться при обучении. Эта вторая система не способна к различению веса [2555].

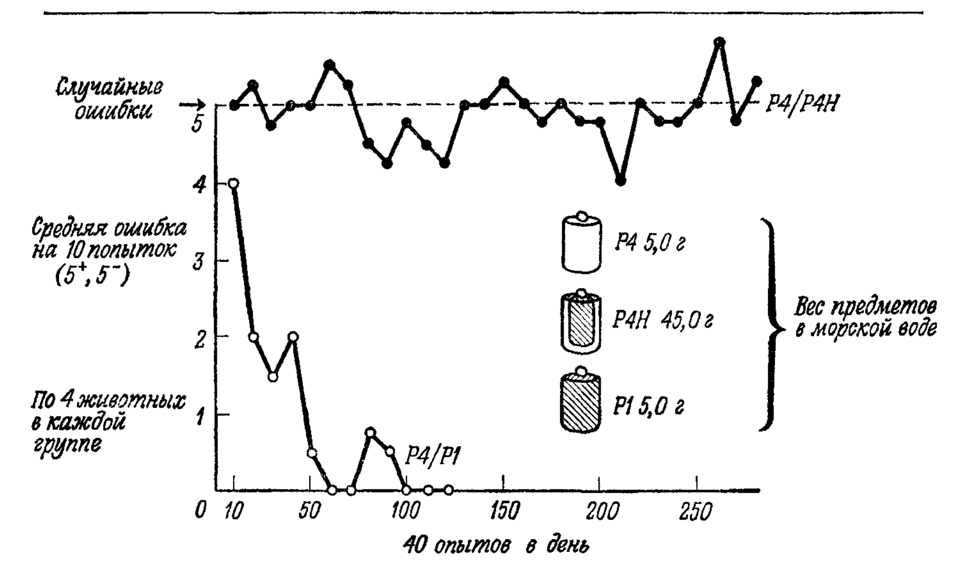


Рис. 27. Результаты опытов по выработке «весового» различения у осьминога [2552].

Показаны результаты сравнения двух пар предметов: первая пара предметов (P4 и P4H) имеет одинаковую текстуру поверхности, но разный вес (кривая вверху), вторая пара предметов (P4 и P1) имеет одинаковый вес, но разную текстуру поверхности (кривая внизу).

Некоторые из этих примеров показывают, что организм может реагировать на одни типы изменений данной формы физической энергии и не реагировать на другие. Человеческий глаз чувствителен к свету только определенного диапазона длин волн и только тогда, когда их интенсивность выше некоторого порога. В то же время он обладает значительными способностями к различению внутри этого диапазона — способностями, отсутствующими у многих других позвоночных. Однако, по-видимому, у всех позвоночных отсутствует способность по-разному реагировать на направление плоскости поляризации света. Приведем другой пример. Хотя многие насекомые имеют слуховые органы, они в общем нечувствительны к изменениям частоты подаваемого сигнала. Отведение от слухового нерва обнаруживает заметные изменения, связанные с

вариациями амплитуды звуковых колебаний, но очень слабо меняется, когда варьирует частота. По этим и некоторым другим причинам была высказана мысль, что информация, содержащаяся в изменениях частоты, не используется (см., например, [953, 1964]), хотя Михельсен [1726] оспаривает эту точку зрения, основываясь на результатах регистрации активности клеток в тимпанальном органе саранчи (см. также Михельсен [1727]).

Даже тогда, когда известен общий характер раздражителей, на которые организм реагирует, мы часто не в состоянии определить

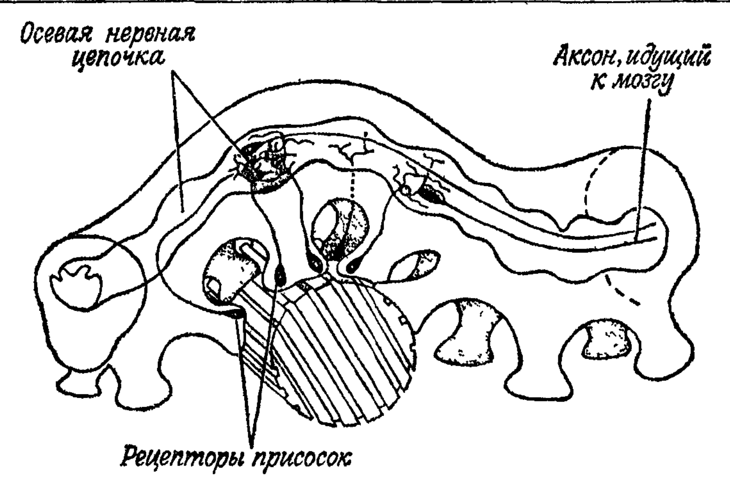


Рис. 28. Схематическое изображение руки осьминога, ощупывающей цилиндр, обозначенный на рис. 27 индексом P1 [2552].

Относительное число рецепторов, контактирующих с поверхностью предмета, зависит от отношения площади поверхности к площади вырезанных пазов, куда присоски не проникают.

параметры, по которым эти раздражители оцениваются животным. Так, осьминог на ощупь различает предметы, которые с помощью присосок держит в руках, в зависимости от того, какая часть рецепторов активирована в области контакта руки с предметом (рис. 27 и 28). Поэтому осьминоги не могут отличать цилиндры с продольными канавками на поверхности от цилиндров с поперечными канавками, если в обоих случаях общая поверхность желобков одинакова. Такой результат является довольно неожиданным для человека, потому что мы в подобных случаях легко определяем разницу на ощупь [2552].

Результаты исследования способности осьминога к различению формы предметов, находящихся у него в руках, тоже оказались довольно неожиданными. Проприоцептивная информация о сгибании рук, по-видимому, в мозг не поступает. Вместо этого животное пользуется только информацией о степени деформации присосок при их контакте с поверхностью предмета. Это было подтверждено оценкой

реакций осьминога на составные цилиндры, собранные из узких стержней. Сгибание рук при ощупывании этих цилиндров должно быть таким же, как и в случае круглых цилиндров того же размера, а искривление присосок должно быть иным — таким, как при ощупывании цилиндров размером с составляющий стержень. Оказалось, что осьминог не отличает составной цилиндр от цилиндра размером со стержень. Кроме того, осьминоги, обученные отказываться от меньшего и выбирать больший из двух цилиндров, далее уже без всякой тренировки отвергали цилиндр с более грубой поверхностью и выбирали более гладкий. Исходя из этого можно сделать вывод, что разница в текстуре и кривизне поверхности анализируется осьминогами одинаково; следовательно, в принципе всегда можно найти текстуру, эквивалентную «с точки зрения» осьминога данной форме [2554, 2555].

Реакция ночных бабочек на ультразвуковые частоты, близкие к тем, которые испускают летучие мыши,— еще один пример того, как даже в пределах одной модальности, в которой организм, видимо, сенсорно хорошо оснащен, реактивность поведения может определяться границами сенсорной чувствительности. С помощью регистрации электрической активности было показано, что слуховая информация, получаемая бабочкой, позволяет ей приблизительно определять положение летучей мыши на расстоянии от 7 до 35 м. Эти исследования показали, что на более близких расстояниях ультразвуковой крик средней интенсивности «насытит» сенсорные органы бабочки так, что реакции рецепторов с обеих сторон не будут различаться и информация о направлении будет утрачена. Наблюдения, сделанные в полевых условиях, подтвердили этот вывод: ультразвуки низкой интенсивности заставляли бабочек улетать от их источника, а ультразвуки высокой интенсивности вызывали самые разнообразные маневры, не имеющие определенного направления, если не считать того, что в результате бабочки опускались к земле [2031, 2033].

Утверждение, что от сенсорного оснащения организма зависит то, какие из раздражителей, действующих на организм, будут влиять на поведение, является очевидным. Однако часто эту сенсорную фильтрацию ошибочно приписывали центральным процессам. В следующей главе мы рассмотрим другие механизмы фильтрации раздражителей, действующих на организм.

4.3. ВЫВОДЫ

1. Животные избирательно реагируют на изменения воздействующей на них физической энергии.

2. Такую избирательность можно выявить в любом типе поведения, если сравнить реакции животного на раздражители, различающиеся по известному признаку. В каждом случае оказывается, что одни признаки раздражителя имеют большое значение, а другие — лишь второстепенное.

3. Эффективные признаки раздражителя, или так называемые «сигнальные раздражители», не всегда могут быть распределены по единой физической шкале или хотя бы приписаны одной сенсорной модальности. Большое значение может иметь соотношение признаков.

4. При оценке эффективности признака следует учитывать мотивационное состояние животного.

5. В тех случаях, когда признаки, эффективные для данной реакции, определены, их можно объединить в «преувеличенной» форме в «сверхнормальный» раздражитель.

6. Отбор раздражителей происходит при всех реакциях — как индивидуальных, так и видоспецифичных.

7. Действие различных признаков раздражителя, имеющих отношение к одной реакции, дополняет друг друга.

8. То, какие изменения физической энергии вызывают реакцию организма, частично зависит от его сенсорного «оснащения». Пределы сенсорных возможностей могут быть определены как с помощью физиологических, так и с помощью поведенческих методов.

ГЛАВА 5

ИЗБИРАТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ НА РАЗДРАЖЕНИЕ. СЕНСОРНО-ПЕРЦЕПТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

Как мы уже видели, не все изменения энергии, действующие на организм, влияют на его поведение, и отбор потенциальной сенсорной информации частично обусловлен пределами возможностей органов чувств. Однако эксперименты с выработкой условных рефлексов показывают, что большинство животных способны научиться реагировать на раздражители (или различать раздражители), которые не влияли на их поведение до начала обучения. Из этого следует, что должен происходить дальнейший отбор, или фильтрация, информации, поступающей к рецепторам.

Можно выделить два типа отбора раздражителей, на которые реагируют органы чувств. Как мы уже видели (гл. 4), можно вызвать одну и ту же реакцию с помощью раздражителей, различающихся по определенным параметрам; сравнивая силу реакций на эти раздражители, удается выяснить, существенно ли различие между раздражителями для рассматриваемой реакции. Повторяя эту процедуру, мы можем составить перечень признаков раздражителя, важных для данной реакции. Если мы будем изучать несколько типов поведения, то обнаружим, что некоторые признаки важны для одних из них и несущественны для прочих, другие же эффективны для всех или почти всех исследуемых реакций. В первом случае эффективность признака в определенной степени специфична для реакции, а во втором — нет. Например, у колюшек признак «красное брюшко» повышает только эффективность моделей, вызывающих агрессивное поведение, связанное с защитой территории, движущиеся же модели эффективнее неподвижных в вызывании как агрессивной, так и половой реакций. Аналогичным образом разные конфигурации раздражителей неодинаково привлекают внимание людей; например, предметы круглой формы более заметны, чем предметы с неправильными очертаниями, а правильно расположенные предметы заметнее беспорядочно разбросанных. Более громкие, более яркие, вообще более интенсивные раздражители обычно эффективны для более широкого диапазона реакций. В тех случаях, когда признак раздражителя важен не для одной или нескольких, а для многих или всех реакций животного, можно считать, что его эффективность обусловлена общими, а не специфичными для данной реакции или группы реакций фильтрующими механизмами. Такие механизмы мы будем называть сенсорно-перцептивными.

Тот или иной признак может быть эффективным для каких-то других форм поведения, нежели та, которую мы исследуем; это обстоя-

тельство иногда упускали из виду [1480, 2139, 2140]. Так, эффективность многих признаков, которые, по сведениям Тинбергена и Пердека [2406], вызывают реакцию клевания у птенцов серебристой чайки (см. разд. 4.1), обусловлена свойствами сенсорно-перцептивных механизмов, общих для всех зрительных реакций. Наглядные примеры таких признаков, воздействие которых зависит от свойств сенсорно-перцептивных механизмов,— движение раздражителя и его контрастность. Высокая эффективность вертикально вытянутого клюва может быть связана с большей заметностью радиального (по сравнению с тангенциальным) перемещения изображения на сетчатке [898, 899, 1655, 1967, 2391, 2521]. Хейлмен [900], исследуя значение движения модели для инициирования реакций клевания у птенцов чаек двух видов, обнаружил, что птенцы *Larus furcatus*, у которых плохо развит гребешок (предполагается, что эта структура в глазу способствует восприятию движения), клевали с одинаковой частотой как движущиеся, так и неподвижные модели, тогда как птенцы *L. atricilla*, имеющие хорошо развитый гребешок, предпочитали движущиеся модели. Хейлмен считает, что раздражитель наиболее эффективен, если он располагается в ограниченном участке поля зрения, соответствующем темпоральной фовеальной области. Предпочтение определенных длин волн, проявляющееся в большей эффективности красных и синих моделей, Хейлмен объясняет эффектом пропускания света через красные и желтые жировые капли в глазу; при этом реакция определяется соотношением этих двух типов капель.

В некоторых случаях эффективность признака можно объяснить свойствами сенсорно-перцептивных механизмов на основании прямого исследования этих механизмов, не прибегая к оценке влияния признака на другие реакции.

Для изучения раздражителей, вызывающих приближение самца во время брачной церемонии у большой перламутровки (*Argynnis paphia*), Магнус [1630] применил вращающуюся модель, изображенную на рис. 29. Когда маленькие барабаны вращаются, темные и белые полоски на них создают эффект мелькания, напоминающий трепетание крыльев настоящей самки, у которой коричневая с черными пятнами верхняя сторона контрастирует с серебристо-зеленой нижней стороной задних крыльев. Рама, несущая эти барабаны, сама вращается вокруг основания, и кажущееся движение мечущихся самок заставляет самцов бросаться в погоню. На реактивность самцов влияли три признака — цвет барабана, его размеры (в определенных пределах) и скорость вращения. Особая эффективность определенного оранжевого цвета, соответствующего цвету самки, по-видимому, специфична для данной реакции. Однако повышение эффективности с увеличением размера барабана, по-видимому, связано с числом возбужденных омматидиев. На мысль о том, что важность быстрого чередования раздражителей также связана с сенсорно-перцептивными механизмами, наводят данные Магнуса, согласно которым эффективность модели уменьшается, если скорость начинает превышать 125

предъявлений в секунду. Это хорошо соответствует частоте слияния мельканий, равной, согласно электрофизиологическим данным, 150. Подобно этому Этьен [664] обнаружил, что личинку стрекозы *Aeschna cyanea* можно заставить броситься на мелькающее пятно света. Вероятность реакции повышается по мере того, как растет до 40 Гц частота мельканий, а затем эта вероятность резко снижается. Частота слияния мельканий для этого вида, определенная по электроретинограм-

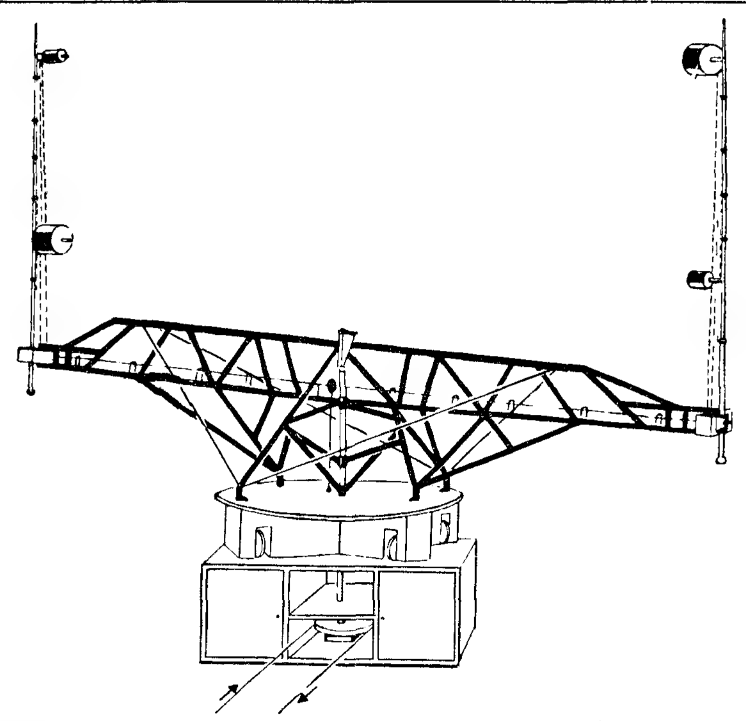


Рис. 29. Устройство, использованное для исследования особенностей раздражителя, вызывающих брачный полет у самца большой перламутровки, *Argynnis paphia* [1629].

Вращаются как горизонтальная ферма, так и маленькие цилиндры.

ме, равна 40 Гц [85]; по-видимому, эта величина и устанавливает верхний предел чувствительности к частоте предъявления раздражителей.

Итак, особая эффективность определенных признаков, выявленная в экспериментах с моделями, объясняется общими свойствами сенсорно-перцептивных механизмов, а не механизмов, специфичных для той или иной группы реакций. Этот вывод можно обосновать универсальной эффективностью этих признаков и данными о функционировании самих сенсорно-перцептивных механизмов. Кроме того, простота некоторых важных признаков (громкость, яркость) также сви-

детельствует о том, что их эффективность обусловлена свойствами сенсорно-перцептивных механизмов (см. также [1416]).

Вопрос о том, почему некоторые формы распределения энергии оказываются эффективнее остальных для многих поведенческих реакций, более детально рассматривался при исследовании восприятия человека, а не животных. Использование словесных инструкций при работе с людьми исключает необходимость в сложной предварительной тренировке, неизбежную в экспериментах с животными, и, таким образом, позволяет избежать многих трудностей [796, 1373, 2345, 2455]. Хотя мир восприятия животных часто очень непохож на наш собственный [2439], принципы, сформулированные на основании изучения человеческого восприятия, во многих случаях применимы и к животным. Здесь мы ограничимся обсуждением нескольких проблем, касающихся связи между физическими свойствами раздражителя и его эффективностью в регуляции поведения. Эти проблемы имеют особое значение при изучении поведения животных. Первая содержит в себе предостережение: количественные изменения простого физического параметра раздражителя могут вызвать сложные изменения в его действии на организм. Вторая проблема касается способности животных к различению формы; здесь необходимо подчеркнуть опасность преждевременных обобщений относительно того, какие паттерны стимуляции животное может (или не может) различать. Третья проблема касается восприятия движения; при этом следует учитывать, что механизмы, определяющие эффективность данного раздражителя, могут быть гораздо более сложными, чем это кажется на первый взгляд. В заключение мы рассмотрим некоторые физиологические корреляты процессов восприятия.

5.1. ФИЗИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ И ВОСПРИНИМАЕМОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ

Один из уроков, который дает нам изучение человеческого восприятия, состоит в следующем: физические измерения изменений данного параметра раздражителя не совпадают с их субъективной оценкой. Для многих раздражителей субъективная величина раздражителя ψ возрастает как функция разности физической величины этого раздражителя Φ и его пороговой величины Φ_0, возведенной в степень n. Таким образом,

$$\psi = k(\Phi - \Phi_0)^n.$$

Если по оси абсцисс отложить значения $\log \psi$, а по оси ординат $\log(\Phi - \Phi_0)$, то на графике получится прямая линия с наклоном n. Величина n зависит от параметра раздражителя. Она составляет всего 0,33 для яркости, возрастает для громкости, запаха, вибрации, вкуса и температуры и достигает величины 3,5 для удара электрическим током. Иными словами, для того чтобы субъективная оценка интенсивности удвоилась, необходимо значительное увеличение физической интенсивности света, тогда как для удвоения субъективной оценки интенсивности удара электрическим током нужно лишь небольшое

повышение его физической интенсивности [2289, 2290]. Хотя большинство подобных наблюдений проводилось на людях, сравнимые результаты были получены и на животных. Например, Херрнштейн и ван Соммерс [1021] нашли, что скорость ударов клювом по рычагу у голубя меняется как степенная функция освещенности.

Эти «профетические» континуумы («prothetic» continua), отражающие количественные изменения, т. е. интенсивность возбуждения, Стивенс отличает от «метафетических» континуумов («metathetic» continua), которые включают качественные изменения, отражающие тип и место возбуждения. В целом в профетическом континууме субъективная величина и стимул связаны степенно́й функцией, а в метафетическом континууме — логарифмической ($\psi = k \log \Phi$). «На физиологическом уровне многие профетические континуумы (громкость, яркость и так далее) основаны на аддитивной суммации возбуждения, тогда как многие метафетические континуумы (высота тона, видимое направление, наклон) включают замену одного типа возбуждения другим» ([2290], стр. 31). Однако в любом случае никакой специфической взаимосвязи между силой раздражителя и изменениями в центральной нервной системе или в поведении, которая была бы характерна для всех раздражителей и всех модальностей, не существует.

В самом деле, мы даже не можем приписать субъективное сенсорное качество, например яркость, громкость или оттенок цвета, какому-либо определенному физическому параметру. Воспринимаемый оттенок цвета может зависеть от длины волны падающего света и от его интенсивности: за некоторыми исключениями, воспринимаемые оттенки всех цветов при увеличении интенсивности света изменяются. Хотя оговорка относится главным образом к «плеиочным цветам» (по Катцу; сюда он относит густой туман, оттенок чистого неба и т. д.), этот эффект может сказываться на результатах опытов по идентификации раздражителей, вызывающих те или иные реакции. В солнечные и пасмурные дни цветовые оттенки серии моделей кажутся разными. Точно так же субъективная оценка яркости и насыщенности цвета зависит как от длины волны, так и от интенсивности, а высота тона, звонкость и громкость звука зависят и от интенсивности, и от частоты. Воспринимаемые параметры не соответствуют полностью физическим, так что нельзя точно сопоставить изменения одного воспринимаемого параметра с изменением одного физического при постоянстве остальных факторов. Действительно, реакция на раздражение может характеризоваться большим числом переменных, нежели сам раздражитель, что, в частности, обусловлено свойствами органов чувств (более подробное обсуждение этого вопроса см. в [300]).

Дальнейшие трудности связаны с тем, что признаки раздражителя, от которых зависит человеческое восприятие, могут быть сложнее тех, что обычно изучаются физиологами. Внешние раздражители обычно действуют на орган чувств, а не на одиночную рецепторную клетку, так что различение ситуаций может быть основано на градиентах, соотношениях и изменениях в структуре раздражения. Например,

важной визуальной характеристикой уходящей поверхности является плотность ее воспринимаемых элементов. На рис. 30 уходящая поверхность *АБ* дает на сетчатке изображение *аб*, причем плотность элементов на изображении меняется по градиенту в зависимости от удаленности элементов поверхности. Фронтальная поверхность *БВ* дает равномерное изображение. Имеются данные о том, что градиент текстуры в изображении *АБ* — один из признаков, по которому зрительно определяется уходящая поверхность. Градиент изменения

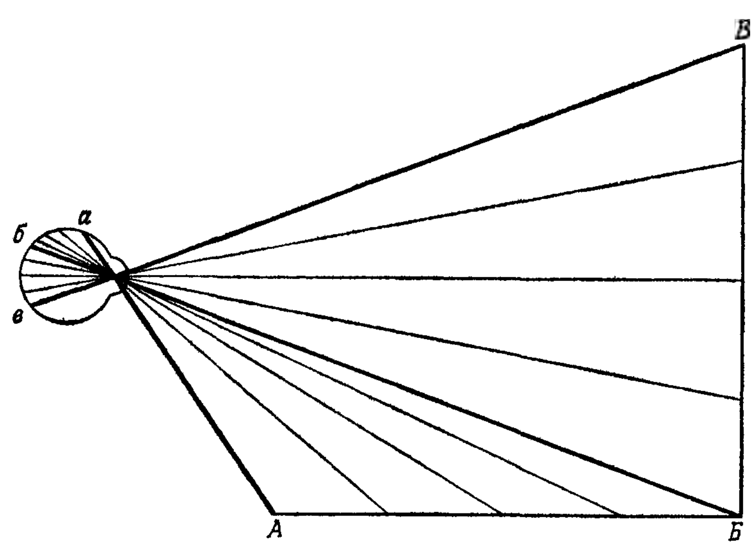


Рис. 30. Оптические проекции уходящей *(АБ)* и фронтальной *(БВ)* поверхностей [796].

Объяснения см. в тексте.

текстуры вдоль *АБ* в данном случае постоянен, но если бы поверхность была искривленной или прерывистой, то градиент менялся бы. Такие переменные высшего порядка, вероятно, используются для выявления кривизны, прерывистости поверхностей и т. п. [796].

Теперь мы видим, что как для простых раздражителей, так и для более сложных физические измерения могут дать совершенно ложное впечатление о потенциальной эффективности раздражителя в отношении поведения.

5.2. РАЗЛИЧЕНИЕ ФОРМЫ

Реакция организма зависит не только от суммарной величины раздражения, но и от его структуры — временной и (или) пространственной. Следовательно, нам важен не только вопрос о том, какие формы сти-

муляции могут вызвать ту или иную реакцию, но и вопрос, какую стимуляцию и по каким критериям организм способен различать. Столь же правомерен и вопрос, по каким признакам организм классифицирует различные формы стимуляции как одинаковые.

Почти всегда попытки ответить на эти вопросы применительно к животным основываются на двух методах. Чтобы оценить способность организма различать раздражители различной структуры, применяют условнорефлекторную методику, о которой мы говорили выше (см. разд. 4.2). Животное обучают по-разному реагировать на два раздражителя, и ряд характеристик процесса обучения (например, число ошибок, число опытов, необходимых для достижения определенного показателя правильного выбора, число ошибок в специальных сериях опытов) используют в качестве критериев трудности задачи. Когда животное научится улавливать разницу между двумя типами организации раздражителя, можно оценить степень «эквивалентности» новых стимулов первоначальным. Если замена первоначальных раздражителей новыми не приводит к изменениям числа ошибок или к изменению какой-то другой характеристики, то новую ситуацию можно рассматривать как эквивалент старой; если же уменьшилась точность различения, то можно определить степень неэквивалентности стимулов. Серия таких тестов позволяет получить информацию о параметрах, по которым осуществляется различение исходных стимулов. Оба описанных метода дают нам возможность оценить способности организма к классификации стимулов и определить критерии, с помощью которых это делается. Кроме того, описанные методы можно использовать для анализа последовательных этапов различения.

Такие методы пригодны для изучения раздражения любой сенсорной модальности, организованного во времени и пространстве. Однако фактически большинство подобных исследований посвящено анализу зрительного различения формы. Приспособление, примененное для этих целей Лешли [1456], показано на рис. 31. Экран имеет два квадратных отверстия (Л и П) со стороной около 14 см, закрывающихся кусками плотного картона с различными рисунками на них, которые и должны различать животные. Крыс обучили прыгать с подставки *1* на кусок картона. «Положительный» кусок картона откидывался назад от прыжка крысы и позволял ей попасть на площадку с кормом *2*. «Отрицательный» кусок картона был закреплен так, что если животное прыгало на него, то падало на сетку *3*. Образцы фигур, использованных Лешли, показаны на рис. 32.

Другая установка, широко используемая сейчас при работе с приматами,— это так называемый висконсинский тестовый аппарат [926]. Обезьяну помещают в подходящую клетку и с одной стороны клетки предъявляют предметы, лежащие на горизонтально стоящем подносе (рис. 33). Эти предметы устанавливаются над небольшими углублениями в подносе, в которых спрятано вознаграждение. Обезьяну обучают протягивать руку и сдвигать один из пред-

метов; если выбран предмет, закрывающий углубление с пищей, то обезьяне разрешают ее съесть. Установка снабжена устройством, позволяющим отодвигать поднос от животного после того, как выбор сделан. Кроме того, обычно имеется непрозрачный экран, который

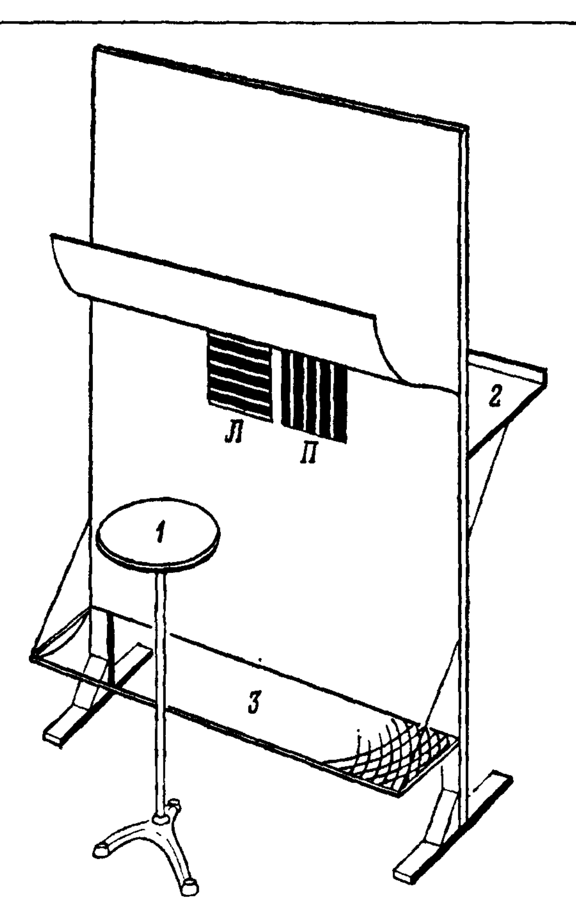


Рис. 31. Прыжковый стенд, использованный Лешли для изучения способностей крыс к различению рисунков [1456].

опускают, чтобы обезьяна не видела подноса, когда туда закладывается приманка, а также экран одностороннего видения, закрывающий экспериментатора.

При работе с другими видами применяются самые разные методы тестирования. Например, осьминога можно обучать, вводя предметы по одному в аквариум: вознаграждение пищей дается тогда, когда осьминог хватает предметы одной формы, а удар электрическим током —

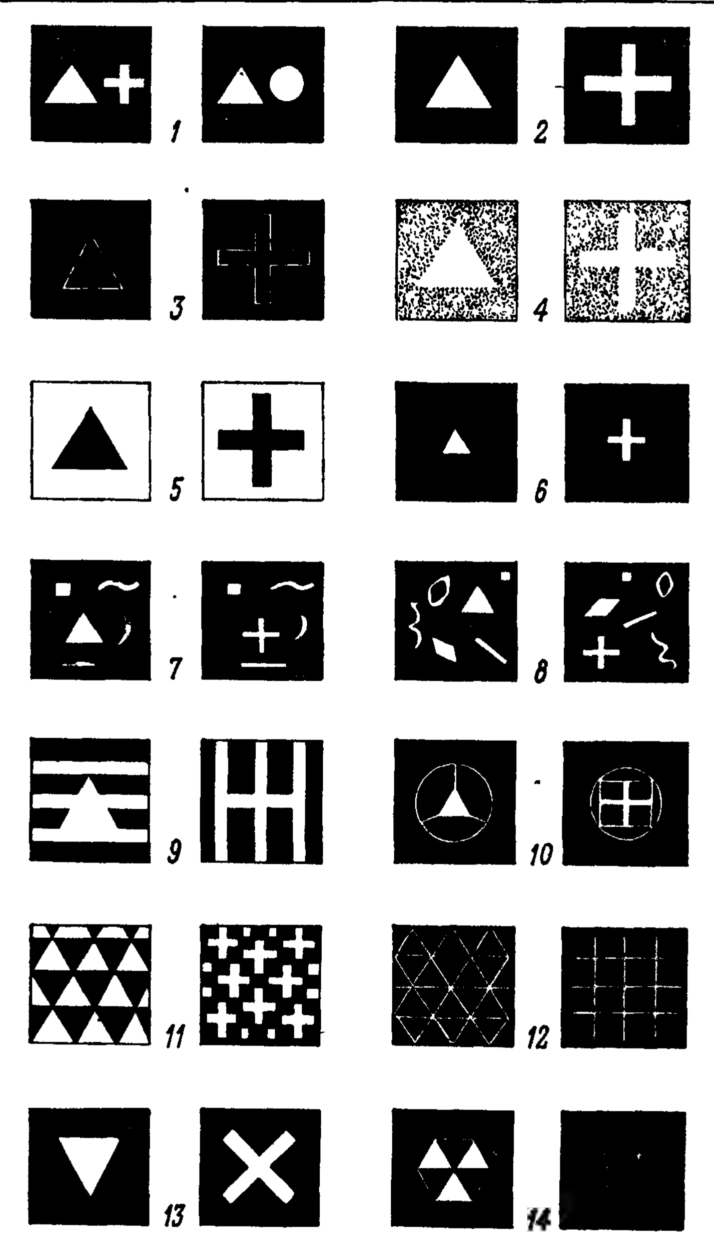


Рис. 32. Некоторые рисунки, использованные Лешли для исследования способностей крыс к различению [1458].

когда он хватает другие предметы [2658]. С помощью оперантных методов, подобных тем, что описаны в разд. 4.2, в последнее время были получены ценные результаты на многих видах [283]. Другие методы описаны в работе Сазерленда [2310].

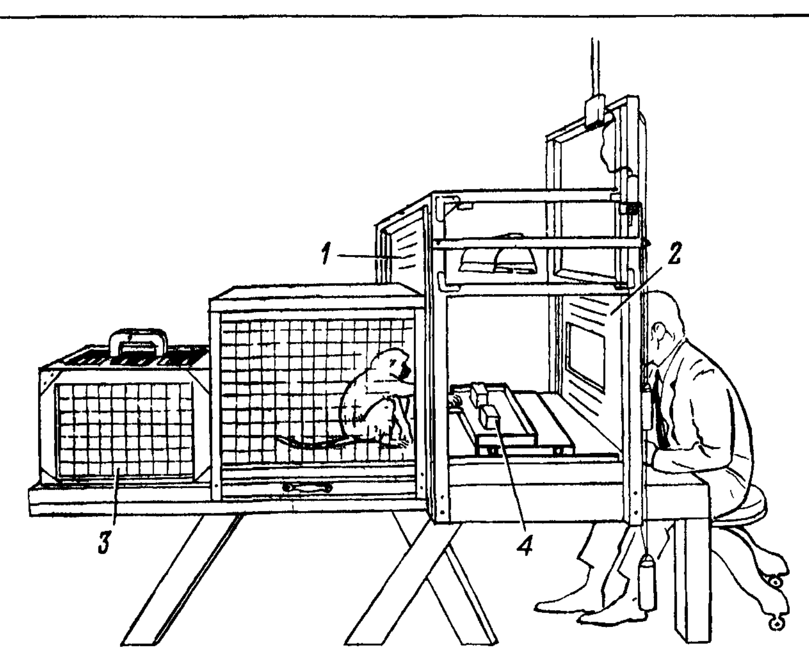


Рис. 33. Висконсинский тестовый аппарат для изучения способностей к различению у приматов [926].

1 — передний непрозрачный экран; *2* — экран одностороннего видения; *3* — транспортная клетка; *4* — поднос с предметами.

Результаты работ по различению формы позвоночными и головоногими рассмотрены Сазерлендом [2310, 2312] [1]. Некоторые из его первых выводов можно суммировать следующим образом.

1. Различение фигур, отличающихся друг от друга по ориентации.

а. Прямоугольники и линии. У многих животных — шимпанзе, собак, крыс, рыб и осьминогов — легко можно выработать реакцию различения горизонтальных и вертикальных линий, а также

[1] См. также работы: [1702] по жабам *Bufo bufo*; [800] по Equidae; [2106] по форели; [1725] по трем видам белок (*Sciurus* spp.); [2295] по цыплятам; [2678] по детенышам макак-резусов; [1622] и [1898] по осьминогам; [1611] по серебряным карасям; [1682] по некоторым видам тропических рыб; [699] по перепелам (*Coturnix coturnix*).

вертикально и горизонтально расположенных прямоугольников. Однако некоторые из этих животных с трудом обучаются различать или вовсе не различают фигуры, на которых наклонные полосы направлены в противоположные стороны. Кошки и голуби [2671] такую задачу решают легко.

б. Треугольники. Собаки, крысы и пескари обучаются различать поставленные на основание и перевернутые треугольники, но опыты с переносом показали, что если собаки реагируют на целую фигуру, то крысы реагируют в основном на ее нижнюю часть, а пескари — на верхнюю (см., однако, [1682]).

в. Зеркальные изображения и поворот на 180 °. Макаки, крысы и осьминоги легче различают перевернутые копии, например:

┬ *и* ┴

чем зеркальные изображения:

├ *и* ┤

Нет никаких данных, что подобные «инверсные» фигуры различать труднее, нежели фигуры сравнимой сложности, различающиеся по форме.

Хотя многие животные легко различают разнообразные пары зеркальных изображений, некоторые животные (по крайней мере рыбы и осьминоги) задачи подобного рода решают с трудом. Сазерленд показал, что в таких случаях как вертикальные, так и горизонтальные проекции фигур (полученные суммированием общих вертикальных и горизонтальных промеров фигур в каждой точке вдоль двух осей) сходны (рис. 34, *г—е*), и высказал мысль, что для различения необходимо различие в распределении вертикальных и горизонтальных проекций (стр. 104—105).

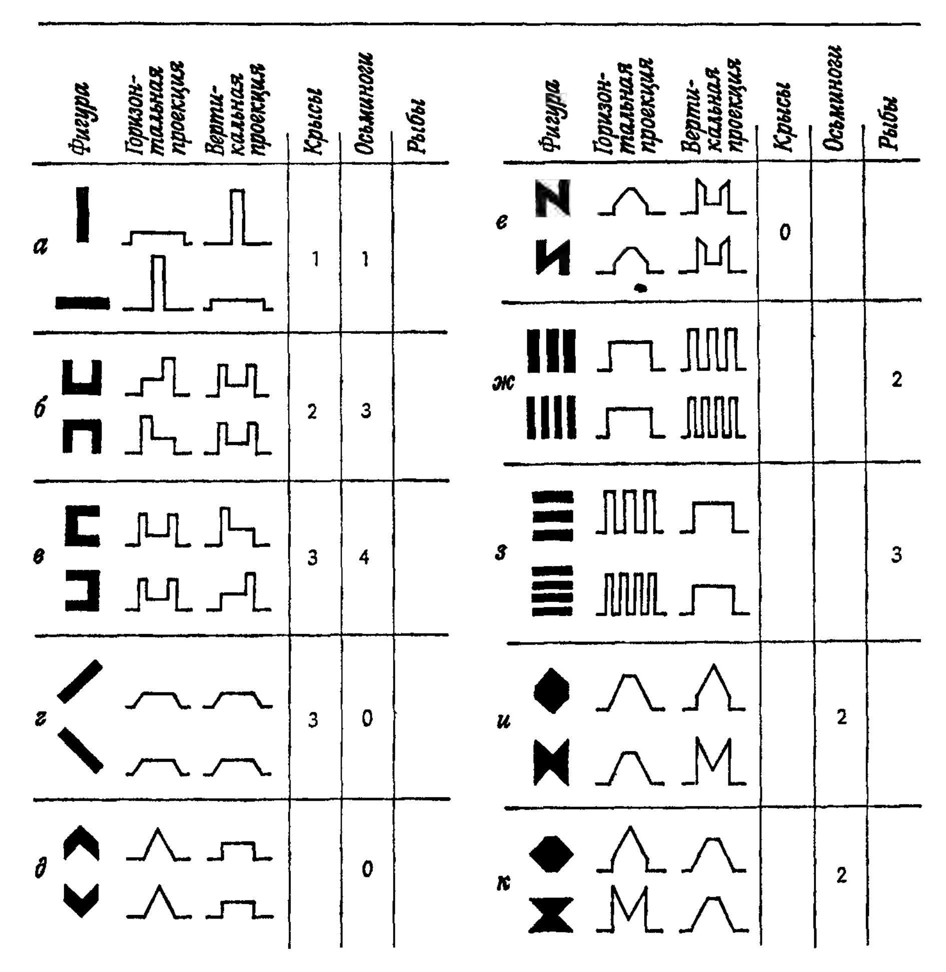
2. Различение фигур, отличающихся друг от друга по форме.

а. Треугольники и круги. Макаки, кошки, крысы, цыплята, вороны и осьминоги легко обучаются различать круг и треугольник. У обезьян и кошек, но не у крыс, обнаруживается способность к значительному переносу в опытах с поворотом треугольника.

б. Треугольники и квадраты. Шимпанзе, макаки, крысы, голуби, различные рыбы и осьминоги легко решают задачу на различение этих фигур.

в. Квадраты и круги. Овцы, кошки, вороны, цыплята, лягушки, различные рыбы и осьминоги способны различать эти фигуры. Крысы обучаются легче, если четырехугольник имеет наклонные стороны (т. е. он имеет форму ромба), а не горизонтальные и вертикальные. Это может объясняться тем, что крысы различают фигуры главным образом по их основаниям.

г. Кресты и другие фигуры. Крысы, куры и рыбы могут отличать кресты от квадратов, ромбов, прямоугольников, треугольников и т. п. Белки (*Sciurus*) различают разные фигуры с большей легкостью, если число сторон увеличивается от 4 до 7 [1725].



Фигура	Горизонтальная проекция	Вертикальная проекция	Крысы	Осьминоги	Рыбы
а			1	1	
б			2	3	
в			3	4	
г			3	0	
д				0	
е			0		
ж					2
з					3
и				2	
к				2	

Рис. 34. Связь между способностями животных к выработке реакций на зрительное различение и формой горизонтальных и вертикальных проекций предъявляемых фигур [1] [2310].

Цифры *1, 2, 3, 4, 0* указывают степень различения пары фигур (в порядке уменьшения).

3. Признаки, по которым происходит зрительное различение фигур.

В экспериментах по переносу навыков получены важные данные о характерных признаках различаемых фигур.

---

[1] Под «горизонтальной проекцией» здесь подразумевается сумма горизонтальных промеров вдоль вертикальной оси; под «вертикальной проекцией» — сумма вертикальных промеров вдоль горизонтальной оси.—*Прим.перев.*

а. Размер. У животных многих видов отмечается хорошая генерализация в тех случаях, когда размеры фигур, которые они научились различать, изменяют. Это показывает, что фигуры зрительно анализируются на основе соотношения признаков, остающихся постоянными при изменении размеров.

б. Контуры. У животных многих видов отмечается хорошая генерализация при переходе от сплошь закрашенных фигур к их контурным очертаниям или наоборот. Это указывает на то, что первоначальное различение основывалось не только на разнице в площади, яркости или распределении яркости. У обезьян и кур происходит довольно хороший перенос от целой фигуры к ее пунктирному очертанию, у гольянов и колюшек такой перенос происходит с трудом, однако результаты зависят от размера и частоты пунктира. Если пунктиром отмечали только углы фигуры, то перенос был почти всегда плохим, однако он улучшался, если вместо пунктира ставили сплошные уголки. Сходные результаты получаются, если нанесены стороны и пропущены углы.

в. Фон. У макак легко осуществляется генерализация, когда изменяется площадь и (или) форма фона; о других животных в этом отношении мало что известно.

г. Относительная яркость фигуры и фона. Эксперименты с изменением соотношения яркости фигуры и фона на обратное дали противоречивые результаты; некоторые из них свидетельствуют о хорошем переносе, другие о плохом. Определенную роль здесь играют межвидовые различия. Некоторые животные (например, макаки) склонны идентифицировать стимулы по цвету или яркости, предпочитая эти признаки форме в ситуациях выбора. У рыб доминирование цвета проявляется менее заметно.

д. Части фигуры. Если была выработана реакция различения целой фигуры по какой-либо ее части, то будет происходить генерализация при предъявлении только этой части или когда остальная часть фигуры искажена. Такая способность обнаружена у нескольких видов. Так, в опытах на прыжковом стенде Лешли было обнаружено, что крысы предпочитают проводить различение, ориентируясь на нижнюю часть фигур. В экспериментах других типов показано, что цыплята и рыбы полагаются на особенности, наиболее отличающие две фигуры, где бы они на фигурах ни находились.

е. Поворот. Приматы, некоторые хищники и осьминоги обнаруживают способность к генерализации, когда треугольник, на который выработана реакция, поворачивают (ср. с пунктом 1, *б*). Отметим, что при выработке оперантных рефлексов сила реакции голубя, измеряемая числом ударов клювом, систематически снижалась, когда равнобедренный треугольник поворачивали относительно положения, при котором была выработана реакция [1994]. О переносе навыков при повороте исходной фигуры у остальных животных мало что известно. Единственный достоверный случай — это перенос у крыс от сочетания $Hv+$ к сочетанию $Iv\times$. У рыб и крыс генерализация, по-видимо-

му, происходит только в том случае, если исходные формы различаются по степени «закрытости» или «открытости»[1]. Следовательно, эти животные могут каким-то образом проводить различение по этому признаку.

Несмотря на многочисленные эксперименты, пока трудно говорить об общих принципах различения зрительных образов у животных. Ясно, что у обычных лабораторных млекопитающих легко вырабатывается большинство простых реакций на различение, хотя есть и неожиданные неудачи. Результаты, получаемые при исследовании позвоночных и головоногих, в основном сходны. Например, 3—4-летние дети, точно так же как и осьминоги, путают косые линии, идущие в противоположных направлениях, хотя, опять-таки подобно осьминогам, они легко отличают вертикальные линии от горизонтальных. Сходные результаты получены с реакциями на U-образные фигуры в различной ориентации [2074]. О сходстве способностей к восприятию говорит также тот факт, что в основе рисунков покровительственной окраски у животных самых разных видов лежат общие принципы [469].

Несмотря на это явное общее сходство в способности распознавать зрительные образы, здесь отмечаются достаточно очевидные различия даже среди позвоночных. Особенно заметно проявляются различия в степени генерализации, когда фигуры поворачиваются или различным образом искажаются, а также когда различение основывается на частях фигуры.

Как упоминалось на стр. 102, Сазерленд [2307] показал, что в различении зрительных образов у осьминогов многое можно понять, исходя из предположения, что животные анализируют образ по распределению горизонтальных промеров в каждой точке на вертикальной оси координат и вертикальных промеров в каждой точке на горизонтальной оси координат (рис. 34). Эта гипотеза объясняет многие экспериментальные данные; впоследствии Сазерленд [2311] модифицировал ее, введя несколько дополнительных предположений, в частности что открытые и закрытые фигуры дифференцируются по высоте и ширине пиков на горизонтальных и вертикальных проекциях и что горизонтальные проекции важнее вертикальных.

В одной из недавних работ Сазерленд [2316] расширил данные, суммированные выше, сравнив способности крыс, осьминогов и серебряных карасей к различению квадрата и параллелограмма и к переносу этого навыка на серии других фигур. Предположение, вы-

---

[1] «Открытыми» Сазерленд называет фигуры, имеющие рассеченный контур (т. е. с большим периметром), «закрытыми» — фигуры той же площади, но более компактной формы (т. е. с небольшим периметром). Например, на рис. 34, *и* верхняя фигура «закрытая», а нижняя «вертикально открытая»; на рис. 34, *к* нижняя фигура «горизонтально открытая». Сазерленд намеренно не вводит более точного определения, полагая, что его можно будет дать, когда мы обнаружим, по какому именно признаку животные различают подобные фигуры.— *Прим. перев.*

текающее из его прежней теории, что осьминоги легче различают вертикальный параллелограмм и квадрат, чем горизонтальный параллелограмм и квадрат, не подтвердилось. Результаты этой работы Сазерленда показали, что крысы воспринимают параллелограмм как фигуру, содержащую косые контуры, а осьминоги — как фигуру, содержащую сужающиеся сегменты; серебряные караси занимают промежуточное положение между ними. На основании этих и других данных Сазерленд пересмотрел свою прежнюю теорию. Он высказал мысль, что распознавание формы включает два этапа. На первом выявляются локальные признаки, такие, как сегменты и края, тогда как их относительное расположение не имеет значения. Следующий этап включает «выработку правила», описывающего форму по локальным признакам. Конечно, любая форма может быть описана более чем одним способом: например, фигура Н состоит из двух вертикальных линий, соединенных одной горизонтальной, двух Т, положенных на бок, или Ц, поставленной на П. По-видимому, выбирается простейшее правило, и в силу этого формы, которые могут быть описаны с помощью простых правил, легче различаются. Поскольку такое описание не зависит от положения изображения на сетчатке, эта теория, с точки зрения Сазерленда, объясняет перенос внутри сетчатки и инвариантность восприятия размера.

Межвидовые различия обусловлены, по Сазерленду, разницей в соотношениях рецептивных элементов различных типов в зрительных системах. Постулируемые им элементы подобны тем, которые найдены в зрительной коре кошек (разд. 5.4), где они состоят из удлиненного рецептивного поля и антагонистической области, либо окружающей ее со всех сторон (детектор линий), либо граничащей с ней (детектор края). Он предполагает, что у осьминога детекторов линий больше, чем детекторов края, а у крыс наоборот. Таким образом, крысы отличают параллелограмм от квадрата вследствие того, что у них стимулированы детекторы косого края, тогда как реакция осьминога зависит от соотношения числа стимулированных детекторов горизонтальных и вертикальных линий. Это объясняет, почему крысы путают параллелограмм с фигурами, имеющими сходные косые контуры, а осьминоги путают его с фигурами, у которых сходным образом ориентированы узкие сегменты. Необходимо также учитывать, что крысы концентрируют внимание на нижней части фигуры, а осьминоги получают информацию о форме способом, не позволяющим различать левое и правое, и в результате путают зеркальные изображения. Другие точки зрения, касающиеся механизмов, лежащих в основе различения зрительных образов, приводятся Додвеллом [593, 594] и Дейчем [573]

Относительно немногочисленны работы по изучению восприятия формы у беспозвоночных (кроме головоногих). Некоторые данные указывают, что даже высшие членистоногие не способны различать форму в некоторых ситуациях, когда, казалось бы, этого можно было ожидать. Например, в опытах с дрессировкой, когда в каче-

стве вознаграждения использовали пищу, пчелы лишь с большим трудом обучались различать простые геометрические фигуры, такие, как круги, квадраты и треугольники, легко различаемые большинством позвоночных (однако Шнеттер [2147] показал, что они могут предпочитать звезды или круги в зависимости от контраста между фигурой и фоном). В действительности, как показывают многочисленные данные, пчелы при поиске пищи явно предпочитают фигуры, имеющие большое отношение периметра к площади (см., например, [748, 2636]). Так, пчелы садятся на цветы и искусственные фигуры тем чаще, чем более расчленен контур этих фигур, и способны легко отличать фигуры, разделенные на черные и белые участки, от простых геометрических фигур. Пчелы всегда отдают предпочтение расчлененным фигурам, и их нельзя приучить путем пищевого подкрепления выбирать среди предъявленных фигур менее расчлененные [1025, 1027, 2675].

По-видимому, когда пчела пролетает над фигурой с неровными очертаниями, в отдельных омматидиях происходят быстрые многократные изменения стимуляции, и именно благодаря этому «мельканию» такие фигуры обладают большой эффективностью. Эффект мелькания, несомненно, столь же важен во многих других ситуациях, например при брачном поведении многих насекомых (см. табл. 1).

Однако в некоторых случаях пчелы научаются улавливать различие, основываясь, по-видимому, на разнице в рисунке [1026, 1027]; кроме того, как пчелы, так и другие членистоногие, несомненно, умеют различать форму и пользуются этим, например, для обнаружения своих гнезд. Тинберген и Круйт [2403] помещали различные вехи (ветки, сосновые шишки и т. д.) близ гнезд осы *Philanthus triangulum* (пчелиный волк). После того как оса привыкла к этим ориентирам, часть вех перемещали и оценивали степень потери ориентации. Оказалось, что оса реагирует не на отдельные вехи, а на общий рисунок их расположения (гл. 7; см. также [2520]). Способность различать форму была сходным образом выявлена при анализе стимулов, вызывающих ухаживание или охотничье поведение у пауков [611]. Об этом же говорит и способность взрослых стрекоз (*Aeschna*) почти мгновенно отличать насекомых от кусочков бумаги, брошенных в воздух [2408]. Далее, учитывая очень специфическую форму некоторых цветков, можно предположить, что у насекомых, опыляющих эти цветы, способность к различению формы прекрасно развита. Например, некоторые орхидеи похожи на готовых к спариванию самок определенных видов наездников и посещаются только самцами, которые пытаются спариваться с ними (приводится по Берендсу [99]; см. также [1640]). Даже насекомые, не имеющие сложных глаз, обладают, по-видимому, зачаточными способностями к различению формы с помощью простых глазков, используя при этом движения головы [565].

В заключение нашего краткого обсуждения следует подчеркнуть два момента, касающиеся различения формы. Во-первых, способность

животного различать форму нельзя оценивать лишь на основании исследования какого-то одного типа поведения. Так, опыты с дрессировкой пчел, проводившиеся с использованием реакции поиска пищи, по-видимому, не вскрывают полностью их способностей вследствие подавляющего эффекта мелькания в этой ситуации. Во-вторых, часто многие животные, в том числе даже высшие позвоночные, вероятно, не способны различать объекты, которые нам представляются совершенно несхожими. Межвидовые различия в способностях к различению формы могут быть очень существенными, и сейчас крайне необходимы дальнейшие тщательно контролируемые сравнительные эксперименты в этой области.

5.3. КОНСТАНТНОСТЬ ВОСПРИЯТИЯ И ВОСПРИНИМАЕМОЕ ДВИЖЕНИЕ

Вопрос о генерализации образов связан с вопросом константности стимула. Человек воспринимает сенсорные свойства объекта как неизменные даже тогда, когда изображение на сетчатке существенно изменяется. Картонный круг данного размера и цвета сохраняет свои видимые характеристики, несмотря на значительные изменения угла зрения, расстояния и длины волны отраженного света. Аналогичное явление обнаружено у различных животных (см. ссылки в [2375, 2455]). Вероятно, способность к константности восприятия основана на использовании переменных высшего порядка, характеризующих раздражитель (см. разд. 5.1), и связей между различными частями сенсорного поля; эта точка зрения подтверждена последними данными по функционированию сетчатки (см. разд. 5.4). Возьмем, например, константность размера: почему объекты часто не выглядят меньше, когда на них смотрят с большего расстояния, хотя изображение на сетчатке уменьшается? Одна из причин заключается в том, что стимул для восприятия размера определяется не просто величиной проекции иа сетчатке, но соотношением между этой величиной и размерами элементов окружающего пространства. Это дает нам представление о расстоянии (см. разд. 5.1), и, таким образом, при оценке размера объекта принимается во внимание расстояние до него [797]. Переменные высшего порядка, вероятно, важны и для животных, поскольку многие зрительные иллюзии, зависящие от окружающих элементов в поле зрения, описаны не только у человека, но и у многих других позвоночных (см. в книге Торпа [2375]).

Константность при движении самого органа чувств представляет особенно интересный случай. Если мы поворачиваем голову, то изображение окружающего сдвигается на нашей сетчатке, однако нам не кажется, что все вокруг движется. В то же время смещение изображения на сетчатке, вызванное движением окружающих предметов, создает у нас впечатление, что мир вокруг нас смещается; при этом наши глаза производят быстрые движения (нистагм), которые можно интерпретировать как попытку фиксировать изображение движущихся объектов на сетчатке. Каким образом мы отличаем

смещение изображения на сетчатке, вызванное движением внешнего мира, от такого же смещения, вызванного поворотом головы? Аналогичная проблема возникает, когда мы исследуем ориентацию животных в окружающей среде. Если в центр вертикального цилиндра, разрисованного вертикальными полосками, поместить муху (*Eristalis*) и вращать этот цилиндр, то муха будет поворачиваться в том же направлении. Она ведет себя так, словно пытается сохранить постоянную зрительную связь с окружающим миром. Это явление известно под названием оптомоторной реакции (рис. 61). Такое же перемещение изображения полос в глазу происходит при обычной локомоции, не вызывая вынужденных оптомоторных поворотных движений. Какая разница между движением изображения на сетчатке, вызываемым движением внешнего мира, и тем, которое вызывается движением самого животного?

Здесь полезно вспомнить различие, проведенное фон Хольстом и Миттельштедтом [1118, 1119] между экзафферентными стимулами, возникающими вследствие движения во внешнем мире, и реафферентной стимуляцией, возникающей вследствие собственных движений субъекта. Если животное двигает глазами или головой, то стимуляция, вызываемая при движении изображения на сетчатке, представляет собой реафферентацию, поскольку является результатом собственного движения сетчатки. Если объект движется перед животным, то стимуляция будет экзафферентной, поскольку она не является следствием собственного движения животного. В рассматриваемом случае насекомое каким-то образом различает перемещение полосок относительно своего тела, возникающее в результате ее собственного движения или в результате вращения цилиндра. И дело здесь не просто в блокировании оптомоторного рефлекса во время собственных движений — если голову мухи повернуть на 180 ° вокруг оси так, чтобы правый и левый глаз поменялись местами, то нарушатся оба типа реакций. Теперь при вращении цилиндра муха будет двигаться в противоположном направлении, как этого и следовало ожидать, учитывая обращенное расположение элементов сетчатки (рис. 35). Если муха сама делает попытку повернуться в неподвижном цилиндре, то в результате она начинает быстро вертеться по небольшому кругу до полного изнеможения. Этого бы не случилось, если бы оптомоторный рефлекс просто блокировался во время собственного движения мухи; очевидно, реверсия стимулов, получаемых мухой при собственном движении, приводит к усилению этого движения. Другие опыты [1116] показали, что если стимулы, возникающие в результате собственного движения, усиливать без реверсии, то это движение ослабевает.

На основании таких фактов фон Хольст и Миттельштедт предположили, что эти движения ориентации являются результатом сравнения между действительной афферентной стимуляцией и той, которая ожидается («золльверт») в соответствии с данной мотивационной ситуацией. Это положение иллюстрировано на рис. 36; здесь эффе-

рентные процессы обозначены черными стрелками, а реафферентация, вызываемая собственным движением,— белыми. Фон Хольст и Миттельштедт предположили, что собственные движения живот-

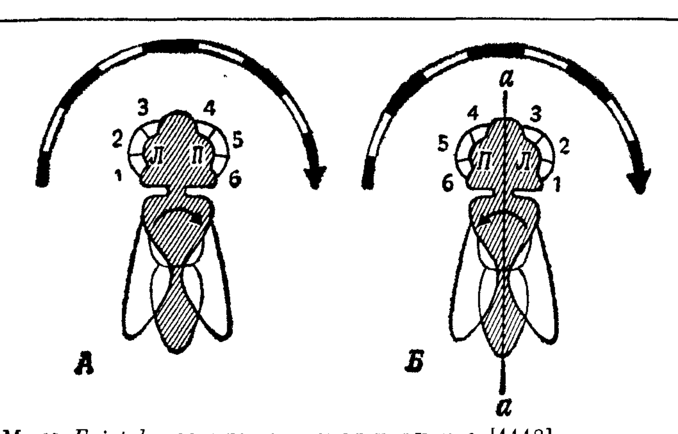


Рис. 35. Муха *Eristalis* во вращающемся цилиндре [1118].

Л, П. — левый и правый глаза; *А* — голова в нормальном положении; *Б* — голова повернута на 180°.

ного являются результатом «команды» (*2*) от «высшего центра» (*1*, рис. 36, *А*), который устанавливает «копию эфферентации» (*4*) в «низшем центре» (*3*, рис. 36, *Б*). Последний посылает (рис. 36, *В*) поток

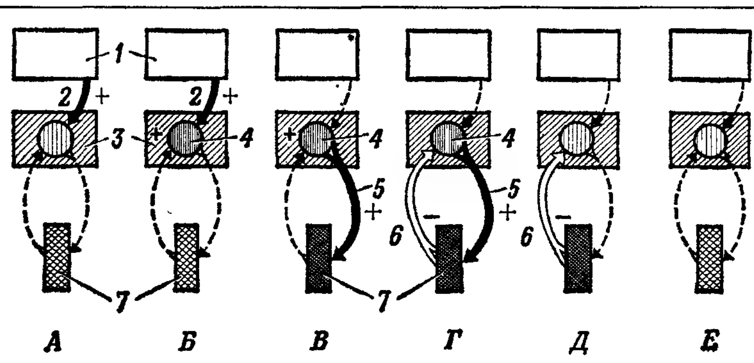


Рис. 36. Иллюстрация принципа реафферентации [1118].

Объяснения см. в тексте.

моторных импульсов, или «эфферентацию» (*5*), к мышцам (*7*). «Реафферентация» (*6*), вызываемая движением, сравнивается в низшем центре с копией эфферентации (рис. 36, *Г*). Если они точно соответствуют друг другу, то движение прекращается (рис. 36, *Д*) и достигается

устойчивое состояние (рис. 36, *Е*). Когда реафферентация слишком велика или слишком мала, движение будет соответственно ослабляться или усиливаться. При повороте головы мухи на 180 ° происходит реверсия реафферентации: когда команда заставляет повернуть влево, возникает реафферентация, в норме соответствующая повороту направо, и в результате начатое движение ускоряется. У нормальной мухи вращение цилиндра вызывает несбалансированную экзафферентацию, и муха поворачивается, чтобы ее компенсировать; если глаза перевернуты, то муха поворачивается в противоположном направлении (см. также [622]).

Модель с реафферентацией, таким образом, позволяет понять поведение нормальной мухи и мухи с перевернутой головой. Она включает сравнение действительного сенсорного афферентного притока импульсов и «золльверта» подобно тому, что мы уже встречали, рассматривая регуляцию точных движений. В данном случае главное допущение состоит в том, что «золльверт» для сенсорного потока импульсов устанавливается по копии эфферентации (более подходящее название «санкционирующий разряд» «corollary discharge» [2346]), которая создается за первоначальной командой. Сходная модель была независимо разработана Мак-Кеем [1605].

Иногда случается, что насекомое не компенсирует свое собственное движение. В этом случае кажущееся движение объекта, возникающее в результате собственной локомоции насекомого, вызывает оптомоторную реакцию, которая заставляет насекомое поворачиваться к объекту. Так возникает простейший тип реактивности к форме, возможно, лежащий в основе движений у тлей и нимф саранчи по направлению к растениям и друг к другу [1219, 2063, 2487, 2488] (см. также гл. 7).

Сходные принципы применимы и к восприятию движения. Гельмгольц [1002] высказал мысль, что знание о движении глаз, получаемое не зрительным путем, зависит от оценки «усилия воли», необходимого, чтобы совершить это движение. Данные, подтверждающие эту точку зрения, были получены Бриндли и Мертоном [327]: если конъюнктивальные мешки анестезированы, а зрительная информация не поступает, то испытуемые (опыты проводились на людях) не способны оценивать амплитуду или направление движений своих глаз, кроме тех случаев, когда движение глаз производится беспрепятственным действием глазных мышц. В этих условиях любой эфферентный разряд, поступающий в глазные мышцы, будет приводить к соответствующему движению изображения внешнего объекта на сетчатке. Несоответствие между смещением изображения, ожидаемого на основе эфферентного разряда («золльверт»), и тем, что действительно воспринято, будет интерпретировано как движение во внешнем мире. Модель этого процесса, предложенная фон Хольстом, показана на рис. 37 (см. [991, 1119, 1605, 2346]). Ее значение можно понять, рассмотрев три случая, в которых может происходить движение изображения на сетчатке.

1. Движение изображения на сетчатке возникает в результате произвольного движения тела, головы или глазного яблока, когда внешний мир остается неподвижным. В этом случае человек регистрирует свое собственное движение, а внешний мир воспринимается как неподвижный. В данном случае мы можем сказать, что копия эфферентации, или «санкционирующий разряд» точно соответствует реафферентации с сетчатки или что «золльверт» требует именно того движения изображения на сетчатке, которое происходит на самом деле.

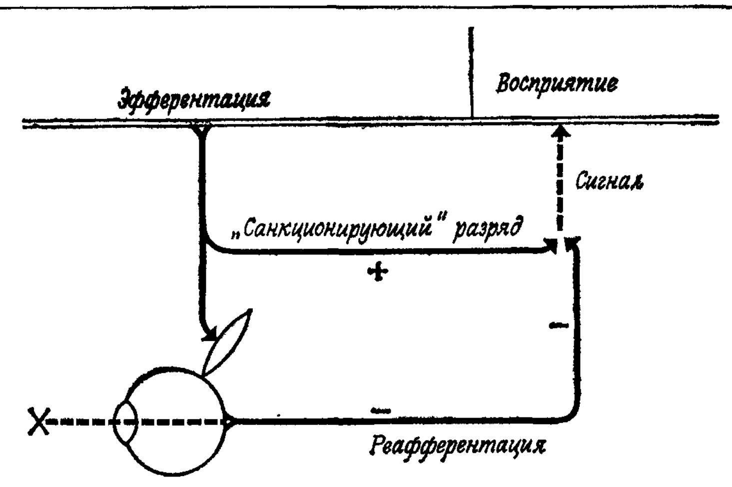


Рис. 37. Связь между движениями глаз и перцепцией [2346].

2. Такое же движение изображения окружающих предметов на сетчатке при неподвижном глазном яблоке, возникающее в результате действительного движения внешнего мира, воспринимается как таковое. В этом случае «санкционирующий разряд» отсутствует, «золльверт» требует отсутствия движения изображения на сетчатке и восприятие создается неуравновешенными афферентными импульсами.

3. Глазное яблоко можно смещать механически, слегка надавливая пальцем на край века. В этом случае, как и в предыдущем, афферентация не проверяется по санкционирующему разряду, и внешний мир кажется движущимся.

Пожалуй, еще более убедительные результаты можно получить, если глаз механически фиксировать. Когда испытуемый делает попытку передвинуть глазное яблоко, ему кажется, что смещаются окружающие предметы, хотя фактически при этом не происходит движения изображения на сетчатке. Восприятие движения можно объяснить в данном случае как следствие «санкционирующего раз-

ряда», не уравновешенного реафферентацией. Во всех случаях направление воспринимаемого движения совпадает с тем, которое можно предсказать на основании модели (см. также [859]). Сложность таких компараторных механизмов обнаруживается в экспериментах на людях. Было показано, что существует взаимодействие между сенсорными и позными факторами при восприятии; например, наклон тела влияет на относительную тактильную чувствительность ладоней [1597].

Как правило, последствия движения определенного стимула по рецептивной поверхности не предсказуемы непосредственно: они зависят от взаимодействия с другими аспектами внутреннего состояния организма. Очевидно также, что восприятие движения окружающих объектов и контроль ориентации тела относительно окружающих объектов составляют единую проблему. Ориентация тела относительно внешнего мира довольно детально изучалась на животных, и подробнее мы будем говорить о ней в гл. 7. Рассмотрение роли опыта животного в механизмах пространственного восприятия и ориентации, которое включает дальнейшую разработку модели реафферентации, мы отложим до гл. 20.

5.4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ ФИЛЬТРАЦИИ СЕНСОРНОЙ ИНФОРМАЦИИ

Хотя пределы физических изменений, которые организм ощущает, определяются характеристиками его сенсорных клеток, мы видим, что в пределах этого диапазона чувствительности некоторые паттерны стимуляции более эффективны, чем другие. Как можно объяснить эту избирательность в пределах одного сенсорного поля с точки зрения физиолога? Пока наши знания, касающиеся нейрофизиологической основы явлений восприятия, довольно скудны, но они очень быстро накапливаются [1135].

Количественные (интенсивность) и качественные особенности раздражителей

В любой сенсорной модальности более интенсивные раздражители с большей вероятностью вызывают реакцию. Это, по-видимому, связано с двумя физиологическими причинами: во-первых, увеличение интенсивности раздражения ведет к возбуждению большего числа волокон, идущих от органа чувств; во-вторых, имеется определенная связь между интенсивностью раздражителя и частотой нервных импульсов в таких волокнах [12, 755, 948, 1678, 2048]. Эта связь обычно имеет логарифмический характер, но может усложняться по целому ряду причин. Во-первых, повторяющаяся стимуляция органа чувств не обязательно вызывает фиксированную реакцию, а изменения, которые при этом происходят, далеко не просты. Величина рецепторного потенциала колеблется, так что изменения интенсивности сти-

мула могут быть выявлены только на статистической основе [616, 1234]. Во-вторых, скорость адаптации чувствительных окончаний к данному раздражителю сильно варьирует [9]; например, проприоцепторы адаптируются медленно, а осязательные рецепторы — быстро. В-третьих, в некоторых рецепторах в состоянии покоя сохраняется значительная частота разрядов, причем эта частота может возрастать или снижаться в зависимости от направления стимуляции, как это происходит в органах боковой линии рыб и в вестибулярном аппарате различных позвоночных [788, 1084, 1085, 1576, 2098]. Кроме того, некоторые сенсорные элементы в основном реагируют на изменение физической энергии в сторону ее понижения, а не повышения. Например, в зрительном нерве лягушки некоторые волокна реагируют только на прекращение раздражения, а другие — как на увеличение, так и на уменьшение освещенности [132, 946] (стр. 118—119).

В слуховом пути кошки некоторые нейроны (второго порядка) дают спонтанные разряды, которые усиливаются при воздействии звуковых колебаний одних частот и ослабевают при других частотах [761]. По этим причинам, а также вследствие того, что в большинстве органов чувств импульсы от многих чувствительных окончаний сходятся на одном нервном волокне, а в любом сенсорном волокне импульсы идут к нескольким постсинаптическим клеткам(см., например, [2517]), повышение частоты импульсов в одном волокне не может быть однозначно интерпретировано как результат более интенсивной стимуляции определенного рецептора. Такую информацию можно получить только путем исследования участка рецептивной поверхности и только зная характеристики реакций рассматриваемых волокон. Однако при всем том чем сильнее общее изменение стимуляции, тем в принципе больше изменения частоты импульсов и тем соответственно легче будет выявить их на фоне «спонтанной» импульсной активности.

Как мы уже говорили в разд. 5.1, для любой сенсорной модальности качественные особенности ощущений не соответствуют непосредственно простой физической шкале, и нейронные механизмы, с помощью которых они оцениваются, пока еще далеко не ясны. Иногда обнаруживается прямая связь между нервной активностью и субъективной оценкой стимула. Так, Борг и сотр. [299] сопоставили запись при отведении от chorda tympani человека с субъективной оценкой силы стандартных вкусовых раздражений. Хорошая корреляция между частотой импульсации и субъективной оценкой была получена для лимонной кислоты и растворов сахарозы у двух испытуемых и для лимонной кислоты и поваренной соли у третьего. Однако сенсорный код, который лежит в основе различения разных вкусовых раздражений, отражен в связях между частотами разрядов многих одновременно активированных вкусовых волокон, каждое из которых имеет более или менее специфический характер реактивности к различным веществам или группам веществ (см., например, [450, 659, 1922, 1923]). Высказывалась также мысль, что различение в сфере соместети-

ческой чувствительности (тактильной, глубокой, болевой и температурной) может зависеть от пространственных и временных паттернов разрядов (см., например, [2516]).

Восприятие движения; латеральное торможение

Обычно движущиеся предметы заметнее неподвижных. Это прежде всего следствие сенсорной адаптации — при константном раздражении разряды в большинстве рецепторов со временем ослабевают [12, 946]. Наше собственное зрительное восприятие связано со скачкообразными движениями глаз, совершающимися приблизительно раз в четверть секунды даже тогда, когда мы самым пристальным образом разглядываем объект. Без такого движения объекта относительно сетчатки все изображение или часть его надолго исчезает [134, 403, 2012]. Правда, в сетчатке глаза кошки найдены ганглиозные клетки, в которых сенсорная адаптация незначительна или совсем не происходит; [1418]; однако вполне возможно, что информация, идущая от них, не используется при различении формы.

Большей заметности движущихся предметов также способствует другой механизм, который обеспечивает еще более интересный эффект подчеркивания краев и усиления контраста между стимулом и фоном. Хартлайн [947] освещал одиночный омматидий бокового глаза мечехвоста (*Limulus*) и отводил активность от соответствующего волокна оптического нерва. Несколько секунд спустя освещали соседний омматидий, и тогда разряд от первого ослабевал. Когда омматидии освещали в обратном порядке, выяснилось, что это влияние реципрокно. Тормозные связи подобного типа были найдены между многими парами соседних омматидиев мечехвоста. Эффект торможения зависел от целостности сплетения нервных волокон, расположенного позади омматидиев. Это явление стало известно под названием «латеральное торможение» [949, 950].

Впоследствии сходные явления были обнаружены у позвоночных при отведении от ганглиозных клеток сетчатки (рис. 39). Эти клетки отделены от рецепторных биполярными клетками, и на каждом уровне происходит дивергенция и конвергенция. Таким образом, на каждую ганглиозную клетку может оказывать влияние обширная область сетчатки — эту область называют рецептивным полем ганглиозной клетки. У клеток, расположенных вблизи центральной ямки сетчатки, рецептивные поля обычно меньше, чем у клеток, расположенных периферически, но в обоих случаях соседние рецептивные поля сильно перекрываются, так что даже небольшое пятно света возбуждает многие аксоны зрительного тракта. У лягушки часть ганглиозных клеток сетчатки дает короткий залп импульсов при усилении или ослаблении освещенности, но не при неизменной освещенности. Если осветить все рецептивное поле такой клетки, то результирующий разряд будет меньше, чем при освещении только центра поля,— раздражение периферии рецептивного поля тормозит разряд ганглиозной

клетки, вызываемый раздражением центра рецептивного поля [132]. Сходные результаты были получены на кошках, у которых некоторые ганглиозные клетки сетчатки реагировали усилением разряда на освещение центра рецептивного поля и ослаблением на освещение периферии [1417, 2591]. Этот эффект проявлялся в разной степени в зависимости от темновой адаптации [135]. Аналогичные эффекты встречаются в других частях центральной нервной системы ([1802]; см. ниже).

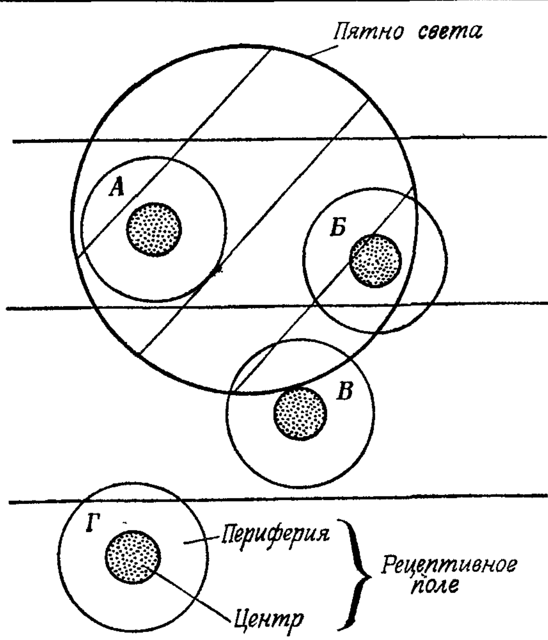


Рис. 38. Схематическое изображение рецептивных полей четырех клеток сетчатки, из которых три стимулированы пятном света [1135].

Латеральное торможение между периферической и центральной областями рецептивного поля ганглиозной клетки помогает выделять границы между различно освещенными частями поля. Поясним это положение примером. Допустим, имеются четыре клетки, рецептивные поля которых лежат вблизи границы изменения освещенности (рис. 38). Рецептивные поля клеток *А* и *Б* будут стимулированы сильнее, чем поля клеток *В* и *Г*. Если бы не было латерального торможения и сила реакции зависела исключительно от величины стимулированного участка рецептивного поля, то соотношение разрядов в четырех клетках было бы следующим: $А > Б > В > Г$, и края пятна были бы размыты. Однако из-за латерального торможения в клетке, рецептивное поле которой лежит целиком на участке повышенной освещен-

ности (клетка *А*), разряд будет меньше, чем в клетке *Б*, периферическая тормозная область которой частично находится за пределами пятна света. С другой стороны, более сильная освещенность периферической тормозной области клетки *В*, центр которой лежит в области пониженной освещенности, будет уменьшать ее разряд по сравнению с клеткой *Г*, целиком лежащей в слабо освещенной области. Таким образом, соотношение разрядов в этих четырех клетках оказывается следующим: *А*<*Б*≫*В*<*Г*, и граница изменения освещенности

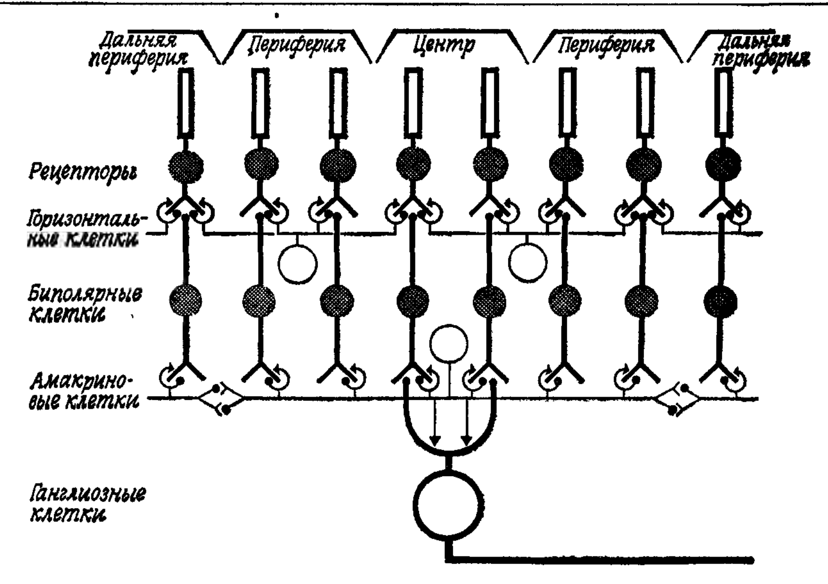


Рис. 39. «Коммутационная схема» ганглиозного рецептивного поля, построенная на основании исследования сетчатки приматов [607].

⅄ — возбуждающий синапс; ↓ — тормозный синапс.

оказывается выделенной. Кроме того, благодаря латеральному торможению увеличивается заметность движущегося предмета по сравнению с неподвижным ([1135]; см. ниже). Подобные принципы применимы и к другим модальностям — латеральное торможение в слуховых путях позволяет сохранить идентичность одновременно воздействующих дискретных частот [2568], а в соматосенсорной системе латеральное торможение усиливает пространственный контраст [822].

Совсем нетрудно понять, как может быть устроена эта система концентрических полей ганглиозных клеток. На основании электронно-микроскопического исследования сетчатки приматов Даулинг и Бойкотт [607] предложили гипотетическую «коммутационную схему», объясняющую многие особенности организации этой системы концентрических полей в ганглиозных клетках (рис. 39). Ганглиозные

клетки непосредственно соединяются с биполярными только в центре поля, а импульсы от более периферических биполярных клеток они получают через амакриновые клетки. Таким образом, в элементе с «on»-центром раздражение центра поля (но не периферии) вызывает прямое возбуждение ганглиозных клеток. Раздражение периферии поля вызывает торможение ганглиозной клетки через тормозные синапсы между амакриновыми и ганглиозными клетками. Одновременное раздражение центра и периферии приводит к суммации, т. е. реакция ганглиозной клетки будет ослабленной. У животных, имеющих цветовое зрение, антагонистические зоны могут быть закодированы по цветам, т. е. центр будет максимально реактивен к свету одной длины волны, а периферия — к свету другой длины волны [1168].

Отбор раздражителей в зрительной системе лягушки

Многие работы, о которых мы говорили до сих пор, заключались в раздражении сетчатки точечными источниками света и записи активности одиночных волокон в зрительном нерве. Летвин и сотр. [1493] вслед за Гибсоном [797] указали, что этот метод стимуляции мало что может дать для выяснения нормального функционирования глаза. Вместо этого они использовали матовую серую полусферу 35 см диаметром, установленную концентрически по отношению к глазу. По внутренней поверхности полусферы можно было с помощью магнита, находящегося снаружи, передвигать различные объекты. Во многих таких опытах в качестве объекта использовали черный диск диаметром 1° и прямоугольник размером 30×12°. В глазу лягушки было выделено пять типов ганглиозных клеток.

1. *Детекторы постоянного контраста.* Эти клетки дают стабильный разряд, если край объекта, более светлый или темный по сравнению с фоном, входит в поле и остается в нем. Здесь нет никакой реакции на изменение общей освещенности.

2. *Детекторы выпуклости.* Эти детекторы реагируют на небольшие объекты, пересекающие поле, или на выпуклый край темного тела, движущегося внутри поля или через него. Реакция будет тем сильнее, чем больше кривизна края, если объект не меньше $^1/_2$ ширины поля. Если край передвигается рывками, то реакция сильнее, чем при равномерном движении. При движении через поле стимула в виде рисунка из пятен, в котором расстояние между пятнами меньше $^1/_2$ ширины поля зрения, реакция практически не возникает, однако если какое-нибудь пятно двигается отлично от остальных пятен, то клетка реагирует так, словно движется только это пятно. Здесь нет реакции на изменение общей освещенности, и реакция на выпуклый край зависит от кривизны края, а не от того, насколько объект темнее фона. (Как было обнаружено впоследствии, характерные особенности реакции этих элементов обусловлены их реактивностью к маленькому объекту в центре поля с «off»-периферией [771].)

3. Детекторы движущегося края. Эти детекторы реагируют на движущийся край независимо от того, темный ли это край на светлом фоне или светлый на темном. Реакция возрастает с увеличением скорости движения, но мало зависит от общей освещенности. Эти детекторы и есть те же самые «on-off»-волокна, упомянутые выше (см. стр. 114).

4. Детекторы общего затемнения. Эти детекторы реагируют на уменьшение освещенности. Влияние движущегося объекта зависит от его размера и относительной степени его «темноты», но затемнение периферии поля оказывает меньшее влияние, чем затемнение центра.

5. Детекторы абсолютной темноты. Это небольшая группа волокон с большими рецептивными полями, которые разряжаются тем быстрее, чем темнее объект.

Рецептивные поля этих детекторов увеличиваются от 2° примерно до 15° в том порядке, в каком они здесь перечислены; детекторов первых двух типов приблизительно в 30 раз больше, чем 3-го и 4-го типов.

Первые четыре типа детекторов проецируются в определенном порядке на зрительные доли среднего мозга, причем все они проецируются на разные слои. Реакции детекторов контраста можно записать с поверхностных слоев тектума, а реакции детекторов выпуклости, движущегося края и затемнения — соответственно со все более глубоких слоев. Реакции детекторов абсолютной темноты регистрировались на том же уровне, что и реакции детекторов движущегося края. Таким образом, тектум содержит четыре слоя окончаний. Каждый слой представляет собой «карту» распределения детекторов одного типа на сетчатке. На эти слои проецируются дендриты более глубоко лежащих клеток тектума, каждая из которых, следовательно, находится под влиянием нескольких свойств одного специфического участка поля сетчатки. Итак, изображение воспринимается по распределению комбинаций признаков, регистрируемых детекторами (см. также [877]).

Необходимо подчеркнуть два момента, связанные с этим описанием функционирования зрительной системы лягушки. Во-первых, удобное прежде деление на сенсорные и перцептивные явления с вытекающим отсюда положением, что последние обусловлены каким-то более высоким уровнем «переработки» сообщений, получаемых от органов чувств, перестает быть полезным (см. [876, 2345, 2346]). Ясно, что в мозг поступает не просто закодированное сообщение о серии пятен света различной интенсивности. Ганглиозные клетки «коллективно» передают информацию, которая уже высоко организована и интегрирована. Дальнейшая организация информации может происходить на каждом последующем уровне (это будет обсуждаться ниже).

Во-вторых (хотя здесь еще предстоит заполнить крупные пробелы), данные, согласно которым сетчатка лягушки может кодировать относительно сложные качественные признаки, свидетельствуют в

пользу мнения, что такие признаки могут формировать основу восприятия (разд. 5.1). О том, что они формируют только основу, говорит хотя бы то, что амфибии могут обучиться производить довольно точное зрительное различение в результате приобретенного опыта. Так, жабы *Bufo bufo* после укуса пчелы перестают нападать на пчеловидок, которые внешне похожи на пчел [347, 349].

На более высоком уровне тектума нейроны обладают еще более сложными свойствами, которые очень трудно определить. Нейроны «новизны» имеют большие рецептивные поля и реагируют на объекты, движущиеся рывками. Если 5—10 с спустя на том же самом пути движение повторится, то оно уже не вызовет вторичной реакции. Иногда это привыкание можно снять коротким периодом полной темноты. Нейроны «тождества» также имеют очень большие поля. Они реагируют на небольшие движущиеся объекты, причем реакция наступает после некоторого латентного периода и продолжается все время, пока объект движется рывками. Эти клетки дают залпы импульсов на каждую приостановку в движении. Если объект останавливается, то в течение приблизительно 2 мин реакция полностью исчезает. Если объект опять начинает двигаться, то перед началом новой реакции клетки может вновь возникнуть небольшая задержка. Рецептивное поле каждой клетки имеет небольшое слепое пятно, в котором объект не вызывает возбуждения. Все это выглядит так, как если бы клетке приходилось «ловить» объект по его движению [1494].

Отбор раздражителей в зрительной системе кошки

У кошки ответы различных ганглиозных клеток сетчатки более однородны, чем у лягушки. Для ганглиозных клеток сетчатки кошки характерно наличие двух концентрических круговых зон — центральной, реагирующей либо на увеличение, либо на уменьшение освещенности, и периферической — антагониста центральной [1417, 2591]. Однако не все ганглиозные клетки сетчатки имеют такое строение, и особенно это относится к центральной области, в которой часть клеток не имеет организации концентрического типа, а некоторые обладают свойствами дирекциональной чувствительности или детекции линий, подобно тому, что обнаруживается дальше в зрительных путях (см. ниже и [2029, 2271, 2298]). Кроме того, было найдено, что раздражения других модальностей могут вызывать изменения в рецептивных полях сетчатки [2524].

В результате антагонизма центра и периферии многие ганглиозные клетки сетчатки дают характерный ответ на движущиеся фигуры. Используя черные и белые куски картона на контрастирующем фоне, Родик и Стоун [2030] выявили два типа реакций. «Активация центра» происходила под влиянием белой фигуры, движущейся через «on»-центр, и черной фигуры, движущейся через «off»-центр. Для тонких полос реакция имела один максимум, а для широких — два, причем первый пик был больше, чем второй. Когда фигура входила в поле

или покидала его, активность подавлялась (рис. 40). «Торможение центра» наступало при противоположных условиях.

Хотя у кошек большинство клеток на уровне сетчатки имеет, по-видимому, антагонистические центр и периферию, дальше в зрительных путях отмечается более сложная организация клеток. Это становится очевидным уже при исследовании латерального коленчатого тела. Как показано с помощью проецирования небольших световых пятен, клетки, находящиеся в данной структуре, в основном подобны клеткам сетчатки, но тормозные влияния с периферии на них гораздо сильнее. Вследствие этого клетки ядра более реактивны

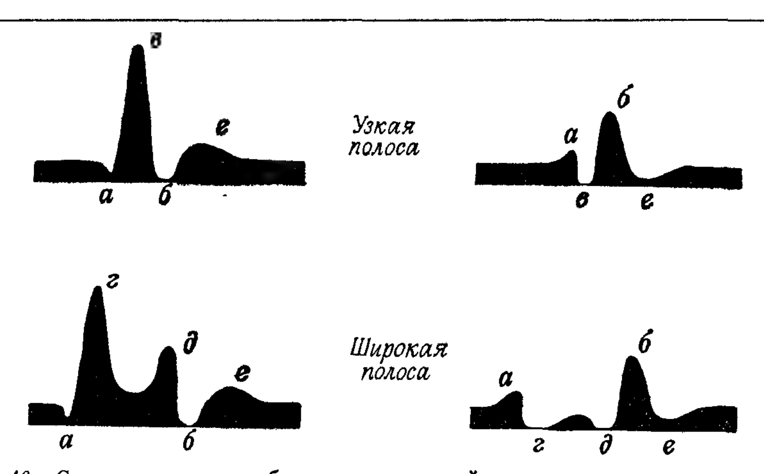


Рис. 40. Схематическое изображение реакций ганглиозных клеток сетчатки кошки на движение полосы через зрительное поле [2030].

Слева — активация центра, *а* — небольшое торможение, когда полоса любой ширины заходит в рецептивное поле (этот компонент появляется не всегда), *б* —торможение, когда полоса выходит из поля (это постоянный компонент), *в* — «унимодальная» активация узкой полосой; *г*,*д* — «бимодальная» активация, вызываемая широкой полосой, *е* — иногда возникающая активация

Справа — торможение центра, *а* — небольшая активация, когда полоса заходит в рецептивное поле (обычный компонент); *б* — активация, когда полоса покидает поле (постоянный компонент), *в* — «унимодальное» торможение, вызываемое тонкой полосой, *г*, *д* — «бимодальное» торможение, вызываемое широкой полосой, *е* — иногда возникающее торможение.

к пространственным различиям в освещенности сетчатки, чем к уровню самой освещенности. Большинство клеток латерального коленчатого тела возбуждается при стимуляции только одного глаза [1165]. При реакции на движущиеся объекты клетки с «on»-центром дают короткий залп импульсов на входящие в рецептивное поле белые фигуры или выходящие из него черные; клетки с «off»-центром реагируют противоположным образом. Характер реакций зависит от размера, формы и скорости движения раздражителя. Клетки еще одного типа реагируют тогда, когда черный или белый объект входит или выходит из их рецептивного поля; к ним, по-видимому, идет импульсация от элементов как с «on»-, так и с «off»-центрами [1396].

Большинство клеток зрительной коры опять-таки имеет взаимно антагонистические возбудительную и тормозную области, но рецептивные поля здесь бывают самых разных типов. У многих из этих клеток реакция на форму или движущиеся стимулы, видимо, слабо связана с рецептивными полями, выявленными с помощью небольших световых пятен. Большинство клеток получает информацию от обоих глаз. Клетки зрительной коры в основном удается отнести к двум главным группам.

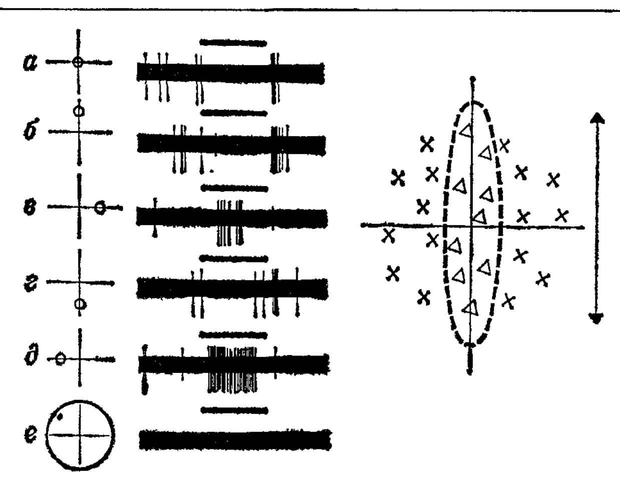


Рис. 41. Ответы клетки стриарной коры кошки на пятно света [1163].

Полная карта рецептивного поля, полученная с помощью пятна света, показана справа (крестики — участки возбуждения; треугольники — участки торможения). Оси этой схемы воспроизведены слева от каждой записи (кружками указан участок стимуляции); *а*, *б*, *г* — стимул вызывал понижение активности, в ответ на прекращение действия стимула возникал залп импульсов; *в*, *д* — освещение вызывало увеличение импульсации.

1. Простые клетки. Эти клетки реагируют на линейные раздражители (светлые линии на темном фоне или наоборот, а также края), специфически расположенные и ориентированные в определенном направлении. Рецептивные поля, границы которых определены с помощью маленьких световых пятен, разделяются, как и поля клеток сетчатки, на «on»- и «off»-области. В первых освещенность вызывает увеличение частоты разряда, а в последних — снижение частоты, следовой разряд или и то и другое. Однако здесь эти зоны не концентрические. Характерно, что центральная область имеет удлиненную и узкую форму, а к ней прилегают с каждой стороны обширные антагонистические участки (рис. 41). Продольная щель, попадающая только на центральную область, вызовет более сильную реакцию, чем щель такого же размера, но ориентированная так, что часть ее попадает в антагонистическую периферическую область рецептивного поля. Щель, ориентированная под прямым углом к большой оси цент-

ральной области, обычно вообще не вызывает реакции (рис. 42). На ориентацию воспринимающего поля относительно вертикали может временно повлиять наклон тела, но затем ориентация восстанавливается [1142].

В пределах этой общей категории нейроны в высшей степени разнообразны. Поля могут быть ориентированы в любом направлении, а центральная область может быть в разной степени смещена к одной из сторон антагонистической зоны. Возможно, каждый такой корко-

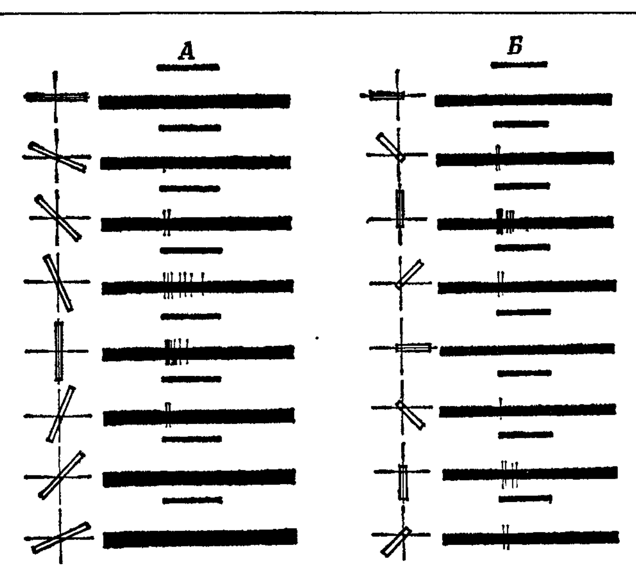


Рис. 42. Ответы клетки («простого» типа) стриарной коры кошки на прямоугольную полосу света [1163].

Слева — щель 1 × 3° (центр щели совпадает с центром рецептивного поля); последовательно предъявляемые стимулы поворачивались по часовой стрелке. *Справа* — щель 1 × 5° (один конец щели всегда закрывает центр поля). При стимуляции центра поля небольшим (1°) пятном света возникает ответ. Максимальная реакция отмечалась на щели, которые на рисунке ориентированы вертикально. На горизонтальные щели реакции не было.

вый нейрон получает импульсы от большого числа клеток латерального коленчатого тела, у которых центры рецептивных полей расположены вдоль прямой линии.

2. Сложные клетки. Эти клетки также реагируют на определенным образом направленные линейные раздражители (щели, края и полосы). Однако их рецептивные поля не разделены на антагонистические «on»- и «off»-области. Характерно, что соответственно ориентированный край, попадающий в любое место внутри поля, будет вызывать повышение или понижение частоты разряда (рис. 43 и 44). В противоположность тому что мы видим в простых клетках, движение раздражителя вызывает устойчивое изменение частоты разряда. Это

говорит о том, что сложные клетки связаны с большим числом простых клеток, рецептивные поля которых расположены по всему рецептивному полю сложных клеток. Это предположение представляется еще более вероятным в связи с открытием, что клетки располагаются в коре колонками и рецептивные поля всех клеток одной колонки одинаково ориентированы, причем большинство межклеточных связей проходит вертикально ([1163, 1166, 1169]; данные по обезьянам см. в [1164, 1168]).

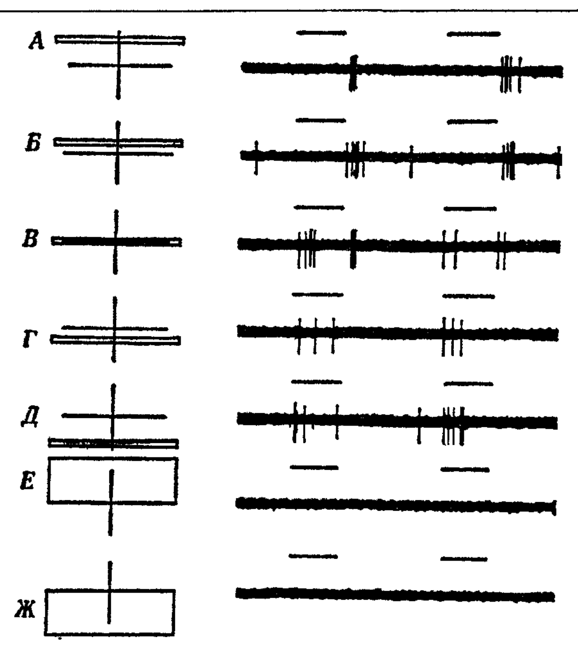


Рис. 43. Ответы клетки («сложного» типа) стриарной коры кошки на прямоугольную полосу света [1166].

Слева показаны положения стимулов (*А—Д* — $^1/_8 \times 3°$; *Е—Ж* — $1^1/_2 \times 3°$) относительно рецептивного поля, отмеченного крестом. Горизонтальная линия, проведенная над записью, указывает момент действия стимула. Клетка давала «off»-реакцию, когда стимул был выше центра поля, и «on»-реакцию, когда стимул был ниже центра. В определенных пределах точное положение щели не имело решающего значения. Более широкая щель не вызывала более сильной реакции, что указывает на отсутствие суммации в вертикальном направлении.

Кроме этих типов клеток, в зрительной коре содержатся также нейроны с концентрической организацией полей, подобные тем, что найдены в более периферических областях. Это говорит о том, что переход к клеткам, характерным для зрительной коры, имеет место в самой коре, а не между латеральным коленчатым телом и корой ([178]; Хорн, личное сообщение; см. также работу Спинелли [2271], цитируемую выше). Однако нельзя быть уверенным в точном расположении элементов, с которых регистрируется активность.

Судя по гистологическим данным, зрительная информация передается с самой зрительной коры на соседние участки для дальнейшей обработки. Опять-таки большинство клеток здесь реагирует на щели, края или полосы и большинство из этих клеток — сложные. Имеются клетки («сверхсложные низшего порядка»), для которых воспринимаемая линия должна быть ограничена с одной или с обеих сторон. Таким образом, адекватным стимулом для них служит линия, определенным образом ориентированная, при условии, что сходно ориентированная линия не попадает в смежную область. Для такой клетки,

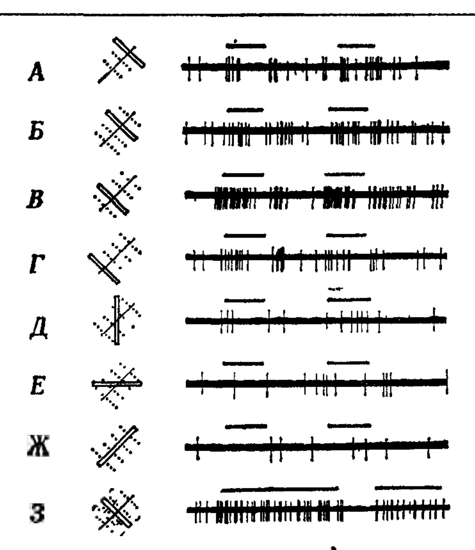


Рис. 44. **Ответы клетки («сложного» типа) стриарной коры кошки на прямоугольные полосы, ориентированные в различных направлениях [1116].**

Слева показаны положения стимулов ($^1/_8 \times 2^1/_2°$). Общее рецептивное поле примерно $2 \times 3°$. *А — Г* — щель ориентирована параллельно оси рецептивного поля; *Д—Ж* — щель ориентирована под углом к оси; *З* — щель ориентирована, как в *А—Г*, но перемещается «вперед-назад» вдоль перпендикулярной оси. Горизонтальная линия над каждой записью отмечает момент включения стимула.

реагирующей на раздражитель, ограниченный с одного конца, сильным раздражителем служат две линии, расположенные под прямым углом друг к другу; в оптимальном случае одна из них должна быть ориентирована поперек активирующего участка, а другая — лежать на границе между активирующим и тормозным участками. Эти клетки реагируют так, как если бы они получали информацию от двух сложных клеток.

Другие клетки («сверхсложные высшего порядка») сильнее всего реагируют на линейные раздражители ограниченной длины, ориентированные в любом из двух направлений под прямым углом друг к другу. Можно предположить, что эти элементы получают информа-

цию от большого числа сверхсложных клеток низшего порядка. Здесь также отмечается колончатое расположение функционально сходных клеток аналогично тому, что найдено в стриарной коре [1169].

Итак, способность различать сложные зрительные раздражители основана на взаимодействиях между нейронами на последовательных этапах зрительных путей. Многие еще более сложные типы взаимодействий только предстоит описать, но можно ожидать, что ряд явлений, связанных с восприятием, в том числе генерализация и константность стимулов, в конечном итоге будут объяснены на этой основе. Например, простые клетки коры отличаются повышенной избирательностью по сравнению с клетками латерального коленчатого тела: пятно света служит для них лишь слабым раздражителем, а соответственно ориентированная линия — сильным. Однако на следующем этапе сложная клетка получает импульсы от простых, которые реагируют на одинаково ориентированные линии, так что любая простая клетка может вызвать возбуждение сложной. Таким образом, избирательность реакции в отношении направления раздражителя обобщается для многих положений линии в зрительном поле. Каждый последующий уровень интеграции, по-видимому, предусматривает аналогичное выделение и обобщение.

Некоторые межвидовые различия в специфичности клеток зрительной системы высших позвоночных

Мы уже видели, что у кошки в отличие от лягушки нейроны относительно слабо дифференцированы на уровне сетчатки, но значительно дифференцированы в коре. Однако это различие не является отражением различий на филетическом уровне, поскольку известно, что, например, у голубей клетки сетчатки дифференцированы еще больше, чем у лягушки [1684], а у кролика — значительно больше, чем у кошки. На периферии сетчатки кролика встречается по крайней мере пять типов элементов, каждый из которых реагирует на стимулы со специфическими характеристиками. Часть нейронов имеет поля концентрического типа, с «on»- или «off»-центрами. Другие обладают дирекциональной чувствительностью. Кроме того, некоторые нейроны дифференциально реагируют на быстрое движение, другие же возбуждаются под влиянием очень медленного движения и не реагируют на быстрое. Следовательно, ганглиозные клетки сетчатки могут выделять направление и скорость движения, а также локальные темные и светлые пятна. Таким образом, в двух синаптических слоях между рецепторными и ганглиозными клетками происходит значительная обработка сенсорной информации ([137]; данные по суслику (*Citellus mexicanus*) можно найти в работе Майкла [1716]).

Еще больше разнообразных нейронов обнаружено в зрительной полоске сетчатки кролика [1496]. Пять типов элементов, характерных для периферии сетчатки, найдены и здесь, но их рецептивные по-

ля обычно меньше и имеют форму вытянутых в горизонтальном направлении овалов. Кроме того, имеется три дополнительных типа элементов: клетки с дирекциональной избирательностью, реагирующие либо на вертикально, либо на горизонтально вытянутые мишени; детекторы локального края, реагирующие на появление или движение контрастной границы; детекторы «однообразия», с высоким уровнем активности при отсутствии стимуляции.

Эффективные направления для дирекционально избирательных нейронов в сетчатке кролика нельзя предсказать, исходя из карты «on»- и «off»-реакций на неподвижное пятно света, и они не изменяются при реверсии контраста движущегося пятна или черно-белой границы. Таким образом, дирекциональную избирательность нельзя объяснить асимметричным расположением «on»- и «off»-зон в рецептивном поле, что, как предполагают Хьюбель и Визель, справедливо для нейронов стриарной коры кошки. Барлоу и Левик [138] считают, что информация к таким нейронам поступает от групп биполярных клеток, реагирующих на последовательно возникающую активацию двух рядом лежащих областей сетчатки, с которыми они связаны. Различение очередности активации соседних участков может быть обеспечено тормозным элементом, имеющим латеральные связи и лежащим в одном из этих участков.

Леттвин и сотр. [1493] подчеркивают, что механизм, описанный ими у лягушек, очень хорошо подходит для их способов ловли добычи и избегания хищников; понять, чем обусловлена разница в организации сетчатки у лягушки, кошки, кролика и обезьяны, трудно. У кошек меньше, чем у лягушек, специфических элементов в сетчатке, но, вероятно, больше в коре. Если это связано с различиями в способности модифицировать поведение, то как объяснить столь значительную дифференциацию элементов сетчатки у кролика? Быть может, преобладание бинокулярного зрения предполагает слабую дифференциацию сетчатки?

Отбор раздражителей в зрительной системе у других животных

Принцип, согласно которому зрительные пути содержат элементы, реагирующие на качественно различные параметры раздражителей, широко приложим к низшим позвоночным и к беспозвоночным. У серебряного карася по ответам зрительного перекреста и тектума обнаружено несколько типов элементов [1237]. В зрительном нерве краба *Podophthalmus vigil* информация передается по волокнам различных типов. Эти волокна отличаются друг от друга по ряду характеристик.

1. По тому, каковы те участки зрительного поля, на стимуляцию которых реагируют волокна. Таким участком может быть и целое поле и очень маленькая его часть.

2. По типу стимуляции, вызывающему максимальный ответ. Раздражители могут быть самыми разными — от быстро движущихся

крупных объектов до изменений интенсивности постоянного освещения.

3. По силе контраста, необходимого для максимальной реакции.

У крабов этого вида имеются также многочисленные волокна, идущие в глаз и реагирующие на зрительное раздражение другого глаза и на тактильные раздражения различных участков тела. Таким образом, зрительная информация интегрируется с информацией, приходящей в глаз из других источников, так же как это происходит в различных других участках мозга ([382, 2510, 2587, 2589]; см. также данные по речному раку *Procambarus clarkii* в работе Вирсма и Ямагути [2590]).

Элементы, реагирующие на сложную зрительную стимуляцию, известны также у насекомых (см., например, [268, 277, 452, 1252, 2472]). Детекторы «нового движения», описанные Хорном и Рауэллом [1144] в тритоцеребруме саранчи, обладают дирекциональной избирательностью: они реактивнее к движению стимулов в одном направлении, чем в противоположном. В этих клетках при последовательном предъявлении раздражителей не только ослабляется реактивность (см. стр. 113), но и дирекциональная избирательность «подстраивается» под направление первого раздражителя в серии — такие эффекты длятся в течение нескольких минут.

Обнаружение летучей мыши ночной бабочкой

Изящный анализ одного механизма кодирования сенсорной информации сделан Рёдером [2034, 2035] при исследовании тимпанальных органов у ночных бабочек. Эти бабочки двояко реагируют на ультразвуковые импульсы, издаваемые летучими мышами: звуки высокой интенсивности вызывают разнообразные маневры, в конечном итоге переносящие насекомых к земле, а звуки низкой интенсивности заставляют ночную бабочку поворачивать и улетать от источника звука [2031, 2032]. Каждый тимпанальный орган содержит две рецепторные клетки, одна из которых примерно в десять раз чувствительнее к ультразвукам, чем другая. Рёдер имитировал ультразвуковые крики носящейся в воздухе летучей мыши (характеристики таких криков даны на рис. 45, *А—Г*), подавая искусственно генерируемые пульсы (рис. 45, *Д*). Серии таких пульсов имели пять независимых друг от друга переменных (рис. 45, *Е*): 1) частоту каждого пульса, 2) амплитуду пульса, 3) длительность пульса, 4) интервалы между отдельными пульсами и 5) продолжительность серии пульсов. Степень передачи информации об изменениях каждого из этих параметров в центральную нервную систему оценивалась с помощью регистрации выхода более чувствительной из двух рецепторных клеток. Оказалось, что изменения в ультразвуковой частоте не влияют на характер импульсации, но зато имеют значение изменения остальных четырех параметров. Амплитуда пульса и его длительность коррелируют (с некоторой неточностью) с длиной серии спайков, с меж-

спайковыми интервалами и с латентным периодом первого спайка. Интервал между ультразвуковыми пульсами и длительность серии точно коррелируют с последовательностью спайков в слуховом нерве.

Процесс дальнейшей обработки информации исследовали с помощью микроэлектродного отведения от центральной нервной системы. При этом были обнаружены нейроны следующих типов.

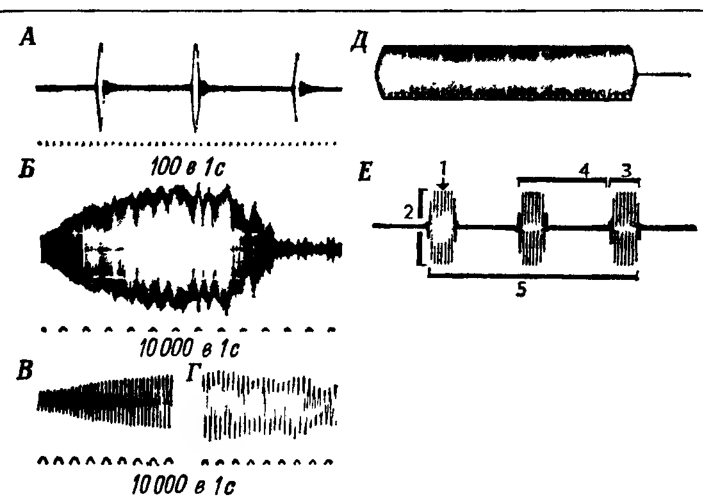


Рис. 45. Реакции ночной бабочки [2034].

А — регистрация трех ультразвуковых посылок, серии которых производит охотящаяся летучая мышь, *Б* — развертка одной из посылок; *В*, *Г* — развертки начальной и передней частей посылки; *Д* — искусственно генерируемый ультразвуковой пульс, *Е* — параметры стимула (*1* — ультразвуковая частота каждого пульса; *2* — амплитуда пульса; *3* — длительность пульса; *4* — частота повторения пульсов; *5* — продолжительность серии пульсов).

1. Нейроны, маркирующие пульсы, реагирующие одиночным спайком на три или четыре приходящих импульса, разделенных достаточно короткими интервалами. Их ответ не зависит (в широких пределах) от интенсивности звука и длительности ультразвуковых пульсов. Выходной сигнал таких клеток менялся только в зависимости от двух параметров — частоты пульсов и длительности серии.

2. Нейроны, маркирующие серии, дающие регулярную серию спайков определенной частоты на серию ультразвуковых пульсов. Следовательно, этого типа нейроны передают информацию только о длительности серий пульсов, а изменения четырех других параметров не оказывают на них влияния.

Рёдеру [2035] удалось обнаружить только эти два типа нейронов, но уже и этого достаточно, чтобы представить себе, каким образом происходит преобразование сигнала при прохождении через центральную нервную систему. Например, можно предположить существование системы клеток, сравнивающей время поступления спай-

ков, маркирующих пульсы, с двух сторон и измеряющей разницу в интенсивности звуков, поступающих в оба уха. Однако это пока лишь предположение. Рёдер сравнивает параметры стимула с ключами, каждый из которых необходим только для того, чтобы открыть определенную дверь, но после этого становится ненужным. Так, частота звуков имеет значение для воздействия на рецептор, однако для дальнейшей обработки сигнала частота уже не имеет значения. Аналогично пульсы должны иметь определенную амплитуду и длительность, чтобы достичь нейронов, маркирующих пульсы, но затем эти параметры теряют свое значение. Дальнейший анализ этой системы, очевидно, даст в высшей степени интересные результаты (см. также [1905]).

Восприятие и движения глаз

Такой анализ функционирования сенсорных путей предвещает новые успехи в исследовании феномена восприятия. Хотя наши знания все еще ограничены, но, видимо, сейчас уже найдены пути дальнейшего анализа нервных механизмов опознавания сложных пространственно-временных паттернов и реакций на них. Как и всегда, прогресс в этой области невозможен без исследований на более чем одном аналитическом уровне; необходимы и дальнейшие исследования самого феномена восприятия. Весьма перспективным оказался метод с использованием «неподвижных изображений на сетчатке» [2012]. Если изображение фигуры на сетчатке совершенно неподвижно, то оно исчезает и появляется с определенными интервалами. Если фигура сложная, то ее части обычно исчезают и появляются прерывисто, причем их видимость флуктуирует независимо [1962]. Это дает основание считать, что восприятие частей происходит по принципу «все или ничего», однако восприятие целого не является единым явлением [976]. Это также позволяет предположить, что привыкание центральных нейронов, реагирующих на разные свойства стимула, происходит с разной скоростью. Частоту, с которой изображение исчезает, можно уменьшить путем одновременного раздражения в других сенсорных модальностях или стимуляции другого глаза. Восприятие линии, стабилизированной на сетчатке одного глаза, улучшается при появлении нестабилизированного изображения на сетчатке другого глаза, особенно если это изображение сходной линии. Это говорит о наличии эффекта поля в зрительной коре [447]. Весьма вероятно, что имеется взаимосвязь между стимулами, дающими наиболее устойчивое изображение на сетчатке, и стимулами, которые субъективно более заметны (хотя и была высказана мысль, что в некоторых случаях эти данные обусловлены соскальзыванием контактных линз [134]; существуют методики, позволяющие свести этот эффект к минимуму [2011]).

Здесь опять-таки следует помнить, что обобщение данных, полученных на позвоночных из разных систематических групп, следует проводить с большой осторожностью. Значение движений глаз может

быть разным у представителей разных типов. У птиц движения глаз обычно незначительны и все отдаленные объекты фокусируются резко и одновременно [1965]. У млекопитающих же острое зрение приурочено только к центральной ямке и сканирующие движения глаз вместе с краткосрочным запоминанием дают широкую область острого видения. Хотя филогенетически распознавание формы, вероятно, предшествует появлению таких движений глаз и их возникновение связано с развитием острого локализованного зрения, информация, получаемая в результате этих движений, по-видимому, используется для распознавания формы (Грегори, по Торпу [2374]). Использование движений глаз для восприятия формы продемонстрировано на другом филетическом уровне Детье [565], который исследовал различение формы у личинок чешуекрылых, имеющих только небольшие группы простых «глазков» на каждой стороне головы.

5.5. ВЫВОДЫ

1. Из разного рода раздражений, к которым чувствительны рецепторы животного, одни более, а другие менее эффективно влияют на поведение. Эффективность некоторых из них не связана со специфическими формами поведения и зависит от свойств сенсорно-перцептивных механизмов.

2. Исследования восприятия у человека показывают, что связь между физическими и субъективными параметрами стимула зависит от природы стимула. Кроме того, субъективная оценка «качества» (оттенок, яркость и т. п.) часто определяется не каким-то одним параметром стимула, а целой комбинацией физических характеристик. Обычно большинство стимулов действует не на одиночные рецепторные клетки, а на органы чувств: различные градиенты, соотношения и изменения структуры раздражения являются неотъемлемыми компонентами такой общей ситуации. В силу всего этого физические измерения раздражителей могут создать ложное представление об их потенциальной эффективности в отношении поведения.

3. Представители разных видов сильно различаются по своей способности к различению простых геометрических форм и по критериям такого различения.

4. Животные должны отличать движение изображения на сетчатке, вызываемое их собственным движением, от того, которое обусловлено движением окружающих объектов. Описана модель реафферентации, позволяющая объяснить, каким образом это может осуществляться. Согласно этой модели, в системе происходит сравнение изменений стимула, которые должно было вызвать движение, с теми, которые произошли в действительности. Аналогичные механизмы, по-видимому, встречаются в других типах восприятия.

5. Рассмотрены физиологические данные, относящиеся к некоторым механизмам восприятия, особенно данные о избирательной реактивности зрительной системы.

ГЛАВА 6

ИЗБИРАТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ НА РАЗДРАЖЕНИЕ. СПЕЦИФИЧНОСТЬ РАЗДРАЖИТЕЛЯ В ОТНОШЕНИИ РЕАКЦИИ ИЛИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

В гл. 5 мы рассмотрели некоторые примеры влияния сенсорно-перцептивного аппарата на эффективность раздражителя в управлении поведением. Однако некоторые признаки раздражителей эффективны только для определенных форм поведения; в других случаях они теряют свое значение. Так, мы уже видели, что у самца трехиглой

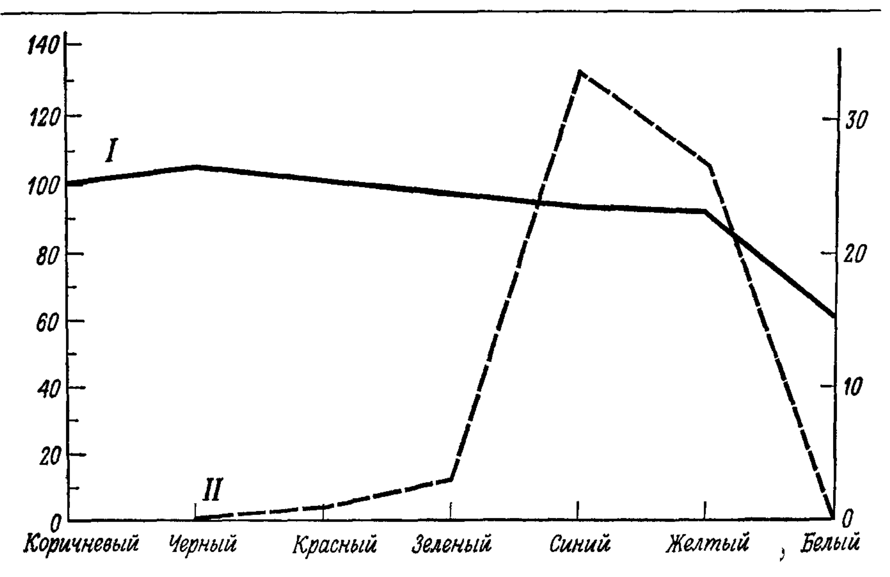


Рис. 46. Эффективность моделей различного цвета для вызывания реакции брачного преследования (*I*) и пищевой реакции (*II*) у самца бабочки-бархатницы [2388].

колюшки модель с красным брюшком особенно эффективно вызывает атаку, а модель с раздутым брюшком— ухаживание. Эффективность этих признаков, по-видимому, зависит от механизмов, отличающихся большей избирательностью, чем общие сенсорно-перцептивные механизмы, и в известной степени обладающих способностью вызывать специфичный ответ. Другой пример избирательности приведен на рис. 46: здесь показана зависимость между цветом моделей и эффективностью, с которой они вызывают пищевое

и брачное поведение у самца бабочки-бархатницы *(Eumenis semele)*. Цвет модели сильно влияет на пищевое поведение и мало влияет на брачное. Таким образом, эффективность данных цветов специфична для реакции [2405] (см. также [477]).

Здесь необходимо сделать терминологическое уточнение. Действие раздражителя, эффективность которого отличается специфичностью в отношении реакции, обычно связано с определенным физиологическим состоянием животного. Когда животное находится в соответствующем состоянии, вероятность его реакции на рассматриваемый раздражитель максимальна. Таким образом, если данный раздражитель специфичен в отношении реакции, то реактивность организма специфична в отношении данного раздражителя.

Часто только на основании природы эффективных раздражителей, даже не проводя сравнительного исследования разных реакций данного животного, можно с уверенностью говорить об участии какого-то особого механизма помимо общих сенсорно-перцептивных. Так, Марлер [1655] считает, что результаты, полученные при исследовании раздражителей, вызывающих брачное поведение у самцов пауков-скакунов [611], трудно объяснить, не опираясь на концепцию механизма специфичных реакций для отбора раздражителей: «Самую сильную реакцию вызывали модели определенного размера и ориентации, состоящие из головогрудного и брюшного отделов, имеющие соответствующим образом расположенные конечности определенного размера, а также видовой черно-белый рисунок на «брюшке». Вне сезона размножения эта реакция исчезала, и все модели вызывали в зависимости от своего размера либо реакцию схватывания добычи, либо бегство» [1655].

Практически даже при довольно поверхностном знакомстве с поведением животных легко обнаруживается наличие механизма, обеспечивающего отбор раздражителей, вызывающих специфичную реакцию. Так, почти у всех видов отмечается характерная реакция не только на многие объекты окружающей среды, но и на сигналы от особей того же вида. Поскольку эти объекты и сигналы вызывают вполне определенные реакции, они должны обладать признаками, специфичными для вызываемого ответа (гл. 4).

6.1. КОНЦЕПЦИЯ «ВРОЖДЕННОГО РАЗРЕШАЮЩЕГО МЕХАНИЗМА» (INNATE RELEASING MECHANISM)

Если организм реагирует на те или иные признаки избирательно, то должен существовать какой-то способ производить отбор признаков. Для объяснения такого отбора был постулирован особый механизм, названный фон Икскюллем (см., например, [2439]) и Лоренцем [1562] «das angeborene auslösende Schema», а Тинбергеном (см., например, [2388]) «innate releasing mechanism»; оба термина переводятся примерно одинаково: «врожденный разрешающий механизм». Это понятие, введенное для обозначения специфических свя-

зей между определенным признаком раздражителя и определенной реакцией, оказалось весьма плодотворным. Однако по этому поводу можно высказать два основных критических замечания.

Прежде всего, часто при использовании термина «врожденный разрешающий механизм» предполагается, что механизм специфичен для данной реакции, хотя подтверждением существования этого механизма служит только изучение одной этой реакции. Мы уже видели, что эффективность многих раздражителей, доказанная при сравнении влияния ситуаций, в которых эти раздражители присутствовали или отсутствовали, обусловлена на самом деле действием общего неспецифичного сенсорно-перцептивного механизма. Таким образом, здесь открывается альтернатива. Понятие «врожденный разрешающий механизм» можно относить ко всем системам отбора раздражителей. В этом случае «врожденные разрешающие механизмы» для разных реакций частично перекрываются и каждый такой отдельный механизм не является обособленным. Однако применение этого понятия можно ограничить лишь теми случаями, когда конкретные признаки раздражителя оказываются эффективными только для одной реакции. Эту точку зрения отстаивает Тинберген [2391].

Марлер [1655] выделил три типа отбора раздражителей: 1) отбор, обусловленный особенностями органов чувств; 2) отбор, обусловленный большей реактивностью механизма восприятия к одним типам раздражения, чем к другим; 3) отбор, предполагающий наличие процесса селективной обработки, специфичного для данной реакции. Однако работы последнего времени свидетельствуют о неправомерности выделения первых двух типов отбора. Мы уже видели, что «перцептивная» фильтрация может в значительной степени происходить в самом органе чувств (разд. 5.4); поэтому разделение «периферической» фильтрации в органах чувств и «центральной фильтрации» при участии механизмов нормального восприятия часто вводит в заблуждение. Кроме того, известны случаи, когда сенсорный орган приобретает узкую специализацию, обслуживая какую-то одну реакцию, и реагирует только на раздражители, имеющие отношение к этой реакции (см., например, разд. 4.2). В таком случае, как указывает Марлер, отбор раздражителей, специфичных для вызываемой реакции, по своему происхождению является сенсорным. Таким образом, хотя идея о том, что фильтрация поступающей информации происходит на нескольких этапах между сенсорным органом и эффектором, несомненно представляет шаг вперед по сравнению с прежним взглядом, согласно которому существует некий единый разрешающий механизм, классификация этих этапов, даваемая Марлером, чрезмерно упрощена.

Второе критическое замечание по поводу концепции «врожденного разрешающего механизма» связано с тем, что подобный же отбор среди раздражителей, воздействующих на организм, может определяться обучением или находиться под его влиянием; таким образом, атрибут «врожденный» в данном случае неверен. Кроме того,

как мы увидим позже, раздражители не только вызывают те или иные реакции; они могут и по-другому регулировать поведение, вызывая, например, определенную ориентацию животного или прекращение какого-то действия. Избирательность реактивности не ограничивается раздражителями, которые что-то «разрешают». Таким образом, хотя избирательная реактивность есть непреложный факт, нет смысла постулировать некий единый «врожденный разрешающий механизм».

6.2. ОБРАЗ «ИСКОМОГО» И «ОЖИДАНИЕ ВОЗНАГРАЖДЕНИЯ»

Во многих экспериментах, о которых шла речь, мы имели дело с раздражителями, эффективными для всех особей данного вида. Теперь мы рассмотрим случаи, когда раздражители эффективны только для отдельных особей. В таких случаях эффективность раздражителя есть следствие предварительного обучения.

Часто мы не замечаем предметов у себя «под носом», если ищем предмет того же назначения, но выглядящий по-другому. Фон Икскюлль, например, описывает случай, когда он не заметил на обеденном столе стеклянного графина, ожидая увидеть глиняный кувшин. Он объясняет это тем, что «образ искомого» (search image) кувшина «не сливался» с видом графина.

Фон Икскюлль сообщает, что голодная жаба, которую раньше кормили только дождевыми червями, будет бросаться на предметы, похожие на червяка, а жаба, получавшая пауков, будет хватать муравьев и кусочки мха. При исследовании реакции соек и зябликов на гусениц пядениц, внешне очень похожих на сучок, было обнаружено, что если птица однажды нашла такую гусеницу, то она потом какое-то время будет реагировать на все похожие веточки и сучки [1] ([2076], см. также [246]). Эти случаи можно также рассматривать как примеры генерализации.

В посмертной статье Л. Тинберген [2382] использовал понятие «образа искомого» в более точном смысле, опираясь на результаты своего исследования охотничьего поведения синиц (*Parus* spp.). Он утверждал, что доля определенного вида насекомых в составе пищи птиц может быть рассчитана на основании вероятности нахождения птицей этой добычи и, следовательно, на основании данных о плотности распределения добычи. Полевые наблюдения за охотой синиц на перепончатокрылых насекомых *Acantholyda nemoralis* показали, что при низких (и высоких) плотностях доля поедаемых насекомых оказывается ниже ожидаемой. Относительно малую добычу при низкой плотности насекомых Тинберген объяснил тем, что птицы не имели достаточного опыта в добывании этих насекомых. При увеличении плотности птицы обучаются искать их более эффективно,

---

[1] Эти работы подробно описаны в книге Н. Тинбергена «Осы, пчелы, люди», изд-во «Мир», М., 1972.— *Прим. перев.*

и доля изъятия сразу же приближается к ожидаемой. Исходя из этого он высказал мысль, что установление «специфического образа искомого» происходит только при критических величинах плотности жертв и что для сохранения этого образа необходима определенная частота встреч (см. также [1105—1107, 1778, 2401]).

Джибб [792] изучал охоту синиц на личинок насекомых, перезимовывающих внутри созревающих сосновых шишек. Птицы находят своих жертв, простукивая шишки и затем выдалбливая их. Джибб нашел, что синицы очень мало охотились при низкой плотности личинок, тогда как с увеличением плотности охота резко усиливалась. Это позволяет предположить, что и здесь устанавливается нечто вроде «специфического образа искомого». Кроме того, процент личинок, добываемых в районах с очень высокой плотностью, был ниже, чем можно было ожидать, исходя из данных по районам с менее высокой плотностью. Синицы ищут пищу, непрерывно передвигаясь с ветки на ветку и с дерева на дерево. Джибб объяснил неожиданно низкий уровень добычи при очень высоких плотностях жертв тем, что птицы уже знают, какой добычи следует ожидать в данной области, и ослабляют поиск, когда из шишек уже добыто ожидаемое число личинок. (Это можно определить по расклеванным шишкам.) Более прямые данные, подтверждающие это предположение, представляли бы большой интерес.

В этих полевых наблюдениях понятие специфического образа искомого использовалось для того, чтобы подчеркнуть, что организм проявляет реактивность к особому типу стимуляции и типам стимуляции, сходным с ним. Однако здесь имеется в виду не простая генерализация, поскольку предполагается, что животное не реагирует на другие раздражители, определяемые остальными источниками пищи, которые в другое время могли бы вызвать такую же реакцию. Кроме того, есть данные, по крайней мере для людей, что возможен отбор группы раздражителей, имеющих мало общего в смысле физических особенностей. Если бы фон Икскюлль искал «что-нибудь, в чем можно держать воду», то, наверное, он нашел бы графин быстрее.

Толмен использовал понятие «ожидания вознаграждения» примерно в том же смысле. Если подпустить обезьяну к двум коробкам, предварительно показав ей, что под одной из них спрятано что-нибудь съедобное, то она вполне способна сделать правильный выбор. Если на глазах у обезьяны под одной из коробок спрятать банан, а затем незаметно заменить банан чем-нибудь менее вкусным, например листом салата, то обезьяна может отбросить салат и явно продолжать поиски банана [2407]. Подобные же результаты были получены с крысами и шимпанзе [472].

Относительно этих концепций можно, конечно, высказать некоторые возражения, которые уже приводились в отношении врожденного разрешающего механизма. И в самом деле, понятие «образа искомого» очень близко первоначальному понятию «das ange-

borene auslösende Schema», из которого и возник термин «врожденный разрешающий механизм» [2122]. Кроме того, здесь имеется еще одна трудность, о которой мы не упоминали. Описанные выше концепции подразумевают, что постулируемые механизмы существуют и в отсутствие активирующих их стимулов, тогда как нам известно лишь то, что происходит *после* предъявления раздражителей. Те, кто считает, что законно и даже желательно использовать наш собственный опыт для интерпретации поведения животных, легко согласятся с утверждением, что животное может иметь «образ искомого» для раздражителей, отсутствующих в данный момент. Однако можно и не выходить за пределы доступных нам фактов, которые говорят о том, что животные избирательно реагируют на конкретные конфигурации раздражителей, эффективность которых может определяться соответствующим предварительным опытом животного.

6.3. ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ВНИМАНИЕ И ПРЕДПОЛАГАЕМЫЙ ЦЕНТРИФУГАЛЬНЫЙ КОНТРОЛЬ АФФЕРЕНТНЫХ ПУТЕЙ

Термин «избирательное внимание» обычно означает ограничение реактивности, так что некоторые раздражители в течение значительного периода времени управляют поведением, исключая при этом действие других одновременно предъявляемых раздражителей. Подобно таким категориям, как «врожденный разрешающий механизм» и «образ искомого», понятие избирательного внимания применяется тогда, когда предполагается специфичность реактивности, контролируемая внутренним состоянием. Хотя термин «образ искомого» обычно использовался для тех раздражителей, которые в данный момент отсутствуют, все эти понятия широко перекрываются.

Как указывает Террес [2344], концепции, связанные с «вниманием» или, точнее, с «отсутствием внимания», обычно применялись психологами для объяснения тех случаев, когда раздражитель не влияет на реакцию, хотя этого можно было ожидать. Например, Халл [1185] объяснял некоторые случаи утраты корреляции между стимулом и реакцией так называемой «осцилляцией поведения» («behavioural oscillation») — этот процесс, как предполагают, лежит в основе многих феноменов, рассматриваемых в связи с проблемой внимания. Спенс [2255] в подобном же смысле использовал термин «акт воздействия на рецептор» («receptor-exposure act») — термин, позволяющий связать измеряемый стимул с измеряемой реакцией без необходимости включать в рассмотрение природу промежуточного механизма. Однако термин Спенса, подобно «реакциям наблюдения» («observing responses») других авторов (см., например, [2673]), явно подразумевает промежуточные стадии в поведении.

Периферическая настройка органов чувств, в результате которой они становятся особенно чувствительными к определенному типу раздражителей, играет большую роль в феноменах, рассмат-

риваемых при изучении избирательного внимания. Например, прислушиваясь к звуку, мы поворачиваем голову, и одновременно соответствующая мышца (m. tensor tympani) натягивает барабанную перепонку. Когда мы фиксируем внимание на зрительных раздражителях, периферическая подстройка более сложна. Она включает [1137]:

1) конвергенцию глаз, при которой изображение попадает не только на наиболее чувствительную часть глаза, но также на корреспондирующие участки обеих сетчаток глаз; у кошек это приводит к тому, что сигналы, поступающие от обоих глаз, суммируются в группе нейронов в стриарной коре [1166];

2) фокусировку хрусталика, благодаря которой на сетчатку передается резкое изображение;

3) изменение диаметра зрачка, регулирующее количество света, попадающего на сетчатку;

4) движения глаз, в результате которых в процесс восприятия вовлекаются различные части сетчатки и таким образом поддерживается активность зрительных путей.

Точная природа этих периферических подстроек различна у разных животных и в разных органах чувств, однако ясно, что рецепторы — это не просто пассивные передатчики стимуляции, которая на них воздействует, но что в них происходят изменения реактивности. У позвоночных большинство сенсорных органов связано с симпатической иннервацией, и по крайней мере в одном случае (осязательные рецепторы лягушки) доказано, что стимуляция симпатической системы влияет на чувствительность этих органов [1555, 2432].

Как мы видели, избирательное внимание к тем или иным раздражителям и специфичность ответов на них не могут быть обусловлены только общими сенсорно-перцептивными механизмами — избирательность должна регулироваться процессами, связанными с мотивационным состоянием. Имеются также убедительные свидетельства того, что в основе избирательного внимания у человека лежат не только периферические процессы. Отчасти это вытекает из экспериментов, в которых испытуемым предлагается произвести выбор из двух или нескольких комбинаций раздражителей, предъявляемых одновременно [329].

1. Если испытуемому задают вопросы одновременно два разных голоса и указание, какой голос ему следует слушать, он получил перед тестом, то он затем отвечает на вопросы гораздо лучше, чем в том случае, когда инструкции даны после того, как он услышал вопросы. Поскольку отсев ненужной информации зависит от опыта, здесь вряд ли можно говорить о связи с периферическим маскирующим механизмом [328].

2. Вероятность восприятия двух сообщений, получаемых одновременно, больше зависит от количества информации (в техническом смысле), которое они содержат, чем от их физических характеристик. Легче принять одновременно два сообщения, содержащих мало ин-

формации, чем два сообщения, содержащих много информации [1946] (см. также [329]).

3. Если два сообщения, сделанные одним и тем же голосом, записаны на одной магнитофонной ленте, то слушатель может разделить эти сообщения благодаря тому, что он знает, с какой вероятностью следуют обычно друг за другом в человеческой речи слова и фразы. Ясно, что этот процесс осуществляется не на уровне рецепторов [431].

4. Слова, имеющие особый смысл для испытуемого, например его имя, будут легче извлекаться из шума, чем слова, не имеющие такого значения [1158].

В экспериментах с прослушиванием отбор информации не является абсолютным. Черри [431] просил испытуемых сразу же повторять слова, которые они слышали одним ухом, и не обращать внимания на слова, которые они слышали другим. Если голос, звучавший во втором ухе, изменялся во время эксперимента (например, вместо мужского голоса начинал говорить женский или наоборот), то испытуемый запоминал это (см. также [331, 332]), что также говорит о наличии центрального отбора.

Рассмотрим механизм этих центральных процессов фильтрации. Многие авторы (см., например, [11, 1133]) высказывали мысль, что центральный отбор информации может быть обусловлен центрифугальными влияниями, контролирующими активность в сенсорных путях. Хотя центрифугальные волокна, несомненно, имеются по крайней мере в некоторых сенсорных путях (см., например, [758, 842]), данные, которые, как казалось раньше, говорят в пользу их участия в процессах избирательного внимания, были подвергнуты сомнению. Учитывая, что эта проблема вызывает широкий интерес, стоит кратко рассмотреть эти данные, а также основные спорные моменты.

С одной стороны, имеются многочисленные данные, показывающие, что центрифугальные волокна могут контролировать сенсорный поток импульсов. Так, мы уже видели, что мышечные веретена млекопитающих содержат интрафузальное мышечное волокно, которое имеет свой собственный двигательный контроль через γ-эфференты, идущие в составе небольшого вентрального корешка. Таким образом, разряд веретена определяется как состоянием скелетной мышцы, так и частотой разряда γ-эфферентов (см. разд. 3.4. и рис. 14). Из этого вытекает, что при любой данной длине мышцы в афферентном волокне веретена могут иметь место разряды разной частоты в зависимости от активности γ-эфферентов, которая в свою очередь регулируется центрально, поскольку, как показали Гранит и Каада [843], γ-эфферентная активность облегчается при стимуляции ретикулярной системы.

Вход с периферических экстерорецепторов, подобно входу с мышечных веретен, может модифицироваться центрально. Например, Хэгбарт и Керр [894] показали, что центральная стимуляция изменяет залпы импульсов в спинном мозге, вызываемые стимуляцией

дорсального корешка (см. также [893]), а Галамбос [758] нашел, что центрифугальные импульсы, идущие по оливо-кохлеарному пучку, могут подавлять активность слухового нерва кошек (см., например, [561, 564]). Жуве и Десме [1281] обнаружили, что стимуляция ретикулярной системы в некоторых точках ослабляет вызванные потенциалы в кохлеарном ядре даже у животных, у которых мышцы парализованы веществом, блокирующим нервно-мышечную передачу [563]. Все эти исследования говорят о наличии центрифугального контроля сенсорного входа, но, конечно, не обязательно доказывают, что этот контроль участвует в процессе избирательного внимания в интактном организме [1550].

Относительно слуховой системы высказывалось предположение, что электрический ответ, вызываемый звуком в целом ряде структур мозга, в том числе в кохлеарном ядре, изменяется, когда внимание животного переключается от слуховой к зрительной модальности. Так, изменения электрического потенциала в кохлеарном ядре, вызываемые звуковыми щелчками у ненаркотизированных кошек, уменьшались, когда кошке показывали мышь [759, 1015, 1017]. Кроме того, сообщалось, что амплитуда реакций, вызываемых светом в зрительной коре, латеральном коленчатом теле и зрительном тракте, уменьшается, когда внимание животных привлечено какими-либо незрительными раздражителями. Результаты таких экспериментов объясняли тем, что, когда животное сосредоточивает внимание на раздражителях какой-то определенной модальности, происходит ограничение приема всей остальной сенсорной информации в периферических отделах.

Другие авторы не всегда могли согласиться с тем, что избирательный контроль сенсорного входа происходит на периферии. Например, Жуве и Лапра [1282] сообщили, что при вспышках света вызванные потенциалы в зрительной радиации усиливаются, когда испытуемые следят за этими вспышками. Однако ван Хоф с сотр. [1094], которые использовали количественные методы для оценки величины вызванного потенциала, нашли, что такое повышение отмечалось только у одного из пятнадцати испытуемых.

Высказывалось мнение [1137], что даже в тех случаях, когда изменения в величине вызванного потенциала удалось доказать экспериментально, давать однозначную интерпретацию этих изменений все же преждевременно. Многие из них можно просто объяснить изменением ориентации сенсорного органа или какими-либо другими периферическими изменениями. Например, Галамбос [760] показал, что у кошек, внимание которых направлено на зрительные, слуховые или другие сигналы, не отмечается никаких достоверных изменений в активности слухового нерва, если у них перерезаны слуховые мышцы. Наке́ [1839] обнаружил, что в зрительной системе изменения в диаметре зрачка оказывают сильное влияние на вызванный потенциал, регистрируемый в зрительном тракте и в латеральном коленчатом теле; таким образом, изменения вызванного по-

тенциала могут быть обусловлены изменениями зрачка как под влиянием страха, так и при конвергенции глаз. Амплитуда вызванного потенциала в зрительной коре меньше зависит от диаметра зрачка, но она изменяется, когда животное осматривает окружающие объекты. При этом амплитуда потенциалов, вызванных вспышками света, меньше, чем в том случае, когда животное неподвижно сидит и не осматривается вокруг. Таким образом, если звук вызывает зрительное поисковое поведение, то вызванный потенциал на вспышку света уменьшается. Если тон перестал вызывать зрительный поиск, то вызванный потенциал не падает ниже уровня в контроле [1134]. Кроме того, связь между величиной вызванного потенциала и действительным сенсорным потоком импульсов весьма непроста. Вызванные потенциалы нельзя использовать как однозначный показатель центральных эффектов периферической стимуляции (см. разд. 5.4).

Все эти факторы следует принять во внимание при интерпретации результатов работы Эрна́ндес-Пео́на и его сотрудников [1015, 1017 и др]. Не все изменения величины вызванного потенциала в сенсорных путях следует связывать с избирательным вниманием. Кроме того, нет данных, которые могли бы однозначно подтвердить, что уменьшение величины вызванного потенциала в этих путях указывает на избирательное блокирование сигналов, которые оставляются без внимания.

Вне сенсорных путей (например, в каких-либо участках коры) величина вызванного потенциала, видимо, зависит от того, фиксирует ли испытуемый свое внимание на стимуле, вызывающем реакцию [426]. Нервные механизмы, лежащие в основе этой зависимости, пока неясны, поскольку неясны и механизмы возникновения самого потенциала.

Изучение одиночных клеток в афферентных путях показало, что на некоторые из них небольшое влияние оказывает активность в гетеромодальном пути. Хорн [1136] регистрировал активность одиночных клеток в зрительной коре кошек, предъявляя им зрительные (вспышки) и соместетические (слабое раздражение кожи электрическим током) раздражители. Многие из исследованных клеток реагировали на оба раздражителя, причем в некоторых случаях оба раздражителя оказывали одинаковое влияние, повышая или понижая частоту разряда, тогда как в других это влияние было противоположным. Когда раздражители предъявляли вместе, ответ клетки всегда отличался от ответа на каждый из раздражителей в отдельности. Хорн ссылается на целый ряд исследований, в которых обнаружен сходный эффект (см., например, [18]), и приводит данные об участии в нем ретикулярной системы. Если какой-нибудь раздражитель наряду с тем, что он вызывает специфичный ответ в соответствующем пути, оказывает также (через ретикулярную систему) диффузное влияние на кору, то это должно привести к увеличению шума и может маскировать характерную последовательность разрядов

во всех путях. Однако этот эффект (если он имеется), по-видимому, невелик. Хотя с его помощью можно объяснить наблюдение, что предъявление одного раздражителя влияет на вероятность выявления другого (см. также [2644]), этого, видимо, недостаточно для объяснения того, как происходит отсев информации в процессе избирательного внимания.

С другой стороны, предположение [821, 1140], что центрифугальное влияние на сенсорный поток импульсов может усилить сенсорный контраст и, следовательно, улучшить отношение сигнал/ шум, недавно получило экспериментальное подтверждение. Согласно данным Дьюсона [581], уменьшение амплитуды потенциала действия слухового нерва (VIII пара), вызываемого звуковыми щелчками при стимуляции оливо-кохлеарного пучка, неаддитивно суммировалось с изменением, вызванным широкополосным шумом, когда шум и щелчки предъявлялись одновременно. Исходя из этого, Дьюсон высказал мысль, что функция оливо-кохлеарного пучка заключается в уменьшении отношения сигнал/шум на уровне улитки. Эту точку зрения подтверждают его данные о том, что после перерезки оливо-кохлеарного пучка обезьяны перестают различать среди шума звуки человеческой речи, тогда как в отсутствие шума эта способность сохраняется [582].

Однако не все феномены избирательного внимания можно объяснить с помощью гипотезы о подстройке органов чувств и шуме в сенсорных путях. Нет никаких физиологических подтверждений блокирования в сенсорных путях сигналов, не привлекающих внимания, а данные изучения поведения говорят о том, что отбор может определяться довольно сложными факторами (см. разд. 6.2 и 6.3). У людей отсев информации имеет неслучайный характер; фильтр может быть настроен так, что будет отсеивать сигналы не только по их физическим параметрам (например, интенсивности, частоте, направлению), но и по другим критериям (например, отделять буквы от чисел). Участвующие в этом процессе физиологические механизмы пока еще совершенно неизвестны.

Сложность проблемы становится очевидной, если принять во внимание число возможных комбинаций раздражителей, за которыми животное или человек могут избирательно следить или на которые они могут дифференцированно реагировать. Ясно, что нервная система различает громадное число возможных конфигураций раздражителей. Проблема еще более усложняется, если учесть число ситуаций, которые животное (и тем более человек) потенциально *могли бы* различить. Трудно представить себе, что для каждого распознаваемого объекта существует отдельный механизм [2445], не говоря уже о механизмах для тех объектов, которые животное могло бы распознавать [133].

Барлоу [133] предложил частичное решение этой проблемы. Он предположил, что большинство сенсорных сообщений содержит значительную избыточную информацию и может быть переведено в сжа-

тую форму до начала распознавания. Это сжатие может состоять в обратимом кодировании информации в дополнение к необратимой фильтрации, которую мы рассматривали. Если избыточность сообщения снижается по стадиям, то сложность всей обработки значительно уменьшается.

Сжатие сенсорных сообщений путем устранения избыточности включает как раз те факторы, с помощью которых распознается сообщение, и, таким образом, оно составляет стадию в распознавании сообщения. Так, упорядоченные рисунки, составленные из мелких пятен на экране, мы будем распознавать легко, а случайные сочетания — с трудом. Здесь лежит возможный подход к решению вопроса о том, почему некоторые типы раздражителей более заметны, чем другие (стр. 92).

В качестве примеров механизмов, уменьшающих избыточность на сенсорно-перцептивном уровне, Барлоу рассматривает сенсорную адаптацию и латеральное торможение, а также клетки — детекторы движения (см. разд. 5.4). Таким образом, он считает, что выявление изменений в стимуляции и детекция краев и движения благодаря работе этих механизмов являются чуть ли не побочным эффектом, тогда как основная функция этих механизмов — устранение избыточной информации. В случае латерального торможения имеются достоверные данные, согласно которым существование этого механизма связано с наличием на входе той самой избыточности, которая устраняется. Так, латеральное торможение отсутствует в сетчатке, адаптированной к темноте, однако оно имеется при однородном фоне освещенности; следовательно, этот эффект, вероятно, возникает как следствие коррелированной активности многих рецепторных клеток [135]. Сравнимые механизмы могли бы существовать на более высоких уровнях нервной системы для выявления специфических форм избыточной информации в окружающей среде, так что возникают новые возможности для различения. Барлоу высказал мысль, что постоянные свойства раздражителей обусловливают особые типы избыточности в сенсорных сообщениях и нервная система начинает активно видоизменять их код, чтобы устранить эту избыточность. Скорость, с которой происходит это изменение кода, конечно, различна на разных уровнях; так, иллюзии восприятия могут длиться секунды, а последствия ношения инвертирующих очков — несколько дней. В дальнейшем мы проанализируем связь между концепцией Барлоу, согласно которой нервная система сама коррелирует свою активность для устранения избыточности сенсорного сообщения, моделями компараторных элементов фон Хольста — Тойбера — Хелда (разд. 5.3, а также гл. 20) и моделью привыкания ориентировочного рефлекса по Е. Н. Соколову (см. далее).

6.4. «ОРИЕНТИРОВОЧНАЯ РЕАКЦИЯ» И РЕАКЦИЯ НА НОВИЗНУ

В ответ на новую или необычную форму стимуляции часто возникает так называемая «ориентировочная реакция» (или «ориентировочный рефлекс»). При этом увеличивается чувствительность животного к стимуляции, и особенно к раздражителю, вызвавшему реакцию, и возрастает готовность к действию. Следовательно, ориентировочная реакция включает многие из тех изменений, которые мы только что обсуждали, рассматривая избирательное внимание. Первые исследования ориентировочного рефлекса принадлежат И. П. Павлову [1904], а в последние годы этот вопрос был детально изучен Е. Н. Соколовым [2249]. Ориентировочная реакция включает прежде всего соматические изменения (движения глаз, тела и т. п.), которые «наводят» органы чувств на источник раздражения. Эти изменения сопровождаются вегетативными изменениями (дыхания, частоты сердечных сокращений, артериального давления, кожно-гальванической реакции и т. п.), которые являются коррелятами повышения общей готовности к реакции. Подобную же функцию могут иметь регистрируемые изменения в электроэнцефалограмме. Так, Линдсли [1529] представил данные о том, что ритм электрических процессов в коре связан с циклом изменения реактивности к раздражению. При ориентировочной реакции наблюдается тенденция к смене ритма медленных кортикальных волн нерегулярной активностью. При этом, по-видимому, различные нейроны коры перестают действовать синхронно, так что какая-то часть из них всегда оказывается возбудимой и, следовательно, система всегда готова к ответу на поступающие сигналы.

Чтобы понять дальнейшее развитие ориентировочной реакции при непрерывной стимуляции, рассмотрим, что произойдет, если новый стимул, первоначально вызвавший ориентировочную реакцию, повторять с некоторыми интервалами. Если раздражитель не имеет последствий или каких-либо коррелятов, то сначала снижаются физиологические компоненты реакции, связанные с общим настораживанием, и остаются лишь те, которые связаны с сенсорной модальностью исходного раздражителя. Таким образом, «генерализованная ориентировочная реакция» сменяется «локальной ориентировочной реакцией». При продолжении стимуляции локальная ориентировочная реакция либо ослабевает, либо замещается «адаптационной реакцией». Последняя специфически ослабляет те факторы, которые вызвали первоначальную реакцию. Примеры этого явления широко известны. Так, увеличение освещенности приводит к сужению зрачка и, следовательно, к уменьшению количества света, поступающего в глаз.

С другой стороны, если стимул оказывает непосредственное воздействие или имеет какие-либо существенные корреляты, то выработка реакции будет зависеть от их природы. Если стимул становится условным сигналом для других реакций, то так же, как и

в предыдущем случае, генерализованная реакция превращается в локальную, но локальная реакция уже не так сильно уменьшается при повторных предъявлениях. Если раздражитель очень интенсивен или болезнен, то ориентировочная реакция сменяется оборонительной — это может быть отстранение, бегство или разнообразные реакции, направленные на защиту животного от действия раздражителя (замирание, закрывание глаз и т. п.).

Различие, которое проводит Е. Н. Соколов между ориентировочным рефлексом (реакцией), адаптационными реакциями и оборонительными реакциями (все они могут быть вызваны незнакомыми раздражителями), мы считаем полезным, хотя эти категории, конечно, перекрываются. Одна из наиболее важных характеристик ориентировочной реакции, отличающая эту реакцию от двух других, состоит в том, что она ослабевает при повторных предъявлениях раздражителя, если последний не имеет каких-либо важных коррелятов. На поведенческом уровне это привыкание не есть только следствие уменьшения чувствительности. Так, если реакцию вызывает световой раздражитель, интенсивность которого несколько превышает пороговую, то реакция через некоторое время угасает. Если затем несколько уменьшить интенсивность раздражения, то реакция появляется вновь. Эти данные указывают на то, что ослабление реактивности специфично в отношении стимула, вызывающего реакцию. Другой пример приведен на рис. 47. Когда световое пятно, сфокусированное на участке в 1°, направляли с 40-секундными интервалами на точку, лежащую в 40° от точки фиксации взора в направлении к назальной стороне, ЭЭГ-реакция постепенно угасала. Если это пятно переносили на 10°, то реакция мгновенно появлялась снова. Таким образом, угасание было специфично для той точки на сетчатке, которая получала раздражение.

Специфичность угасания ЭЭГ-реакции была показана в работе Шарплесса и Джаспера [2192]. Изучая кортикальную активность (гл. 9), вызываемую у спящей кошки звуком, они выделили два типа «реакции пробуждения»: длительную, для которой характерно медленное развитие процессов привыкания, и кратковременную, менее подверженную привыканию. Реакция второго типа, по-видимому, зависит от ретикулярных структур таламуса. Реакция первого типа, видимо, опосредуется через восходящую ретикулярную систему и играет подготовительную или защитную роль: ослабление реакции при повторяющемся раздражении отличается высокой специфичностью в отношении раздражителя (см. также [2071]).

Есть все основания считать, что угашение ориентировочного рефлекса — активный процесс. Исчезнувшую в результате угашения реакцию часто можно вызвать заново, предъявляя раздражитель после того, как подопытное животное заснет. Это говорит о том, что угашение обусловлено тормозным процессом, не функционирующим при этих условиях.

На основании этих данных Е. Н. Соколов ранее высказал мысль, что ориентировочный рефлекс появляется всякий раз, когда сенсорный вход не совпадает с «нервной моделью», предварительно сформировавшейся в центральной нервной системе. Убедительность этого предположения иллюстрируется следующим экспериментом. Ориентировочному рефлексу на звук определенной длительности дают угаснуть при повторяющейся стимуляции. После этого такой же звук меньшей длительности вновь вызывает в момент своего окончания ориентировочный рефлекс, т. е. рефлекс вновь появляется

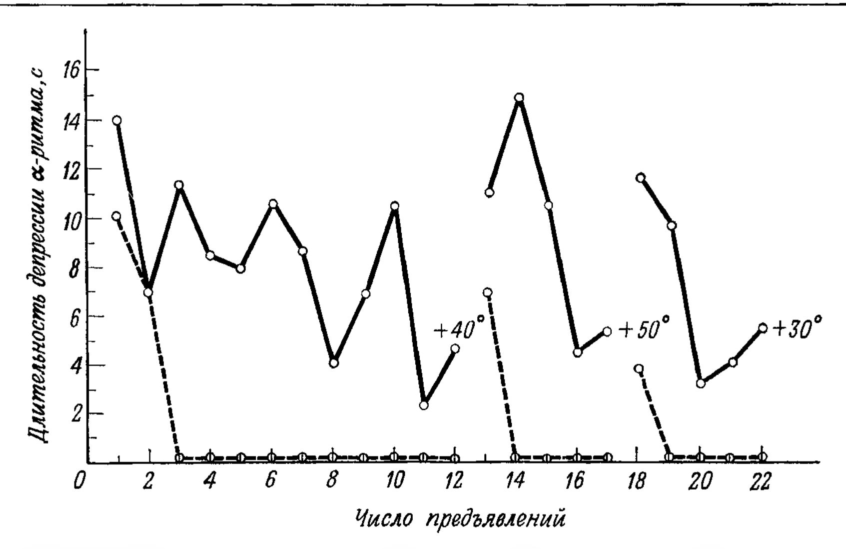


Рис. 47. Привыкание реакции депрессии α-ритма (сплошные кривые) и кожно-гальванической реакции (прерывистые кривые) при раздражении сетчатки пятном света, сфокусированным в точку на горизонтальном меридиане, на назальной стороне от центральной точки фиксации взора [2247].

После второго предъявления генерализованная реакция полностью подавляется. Локальная ориентировочная реакция (депрессия α-ритма) только уменьшается Перенесение точки раздражения на 10° вызывает генерализованную реакцию (кожно-гальваническая реакция и более продолжительная депрессия α-ритма). Повторение того же раздражения вызывает снижение локального ориентировочного рефлекса и полное исчезновение генерализованной ориентировочной реакции. Перенесение точки раздражения на 10° в другую сторону вновь вызывает генерализованную реакцию и повышение продолжительности депрессии α-ритма. Привыкание является специфичным для данной точки раздражения на сетчатке.

тогда, когда звук оказывается отличным от стандартного, более длительного. В то же время если подают более длительные по сравнению со стандартным звуки, то реакция появляется в тот момент, когда звук в «стандартной» ситуации должен был прекратиться. Исходя из этого, Е. Н. Соколов предположил, что нервная модель вырабатывается как результат повторной стимуляции, и если позже предъявляется раздражитель, не совпадающий по всем параметрам с моделью, то возникает ориентировочная реакция и мобилизуются

способности организма к извлечению информации о непривычных свойствах раздражителя.

Схема Е. Н. Соколова показана на рис. 48. Входной сигнал попадает как в моделирующую (путь *1*), так и в усилительную систему (путь *2*). Последний путь может быть блокирован моделирующей системой (*3*). Усилительная система может повышать дискриминационную способность моделирующей системы *(4)*. При совпадении входного сигнала и модели могут возникнуть различные специфичные реакции, например условный рефлекс *(6)*. В отсутствие совпа-

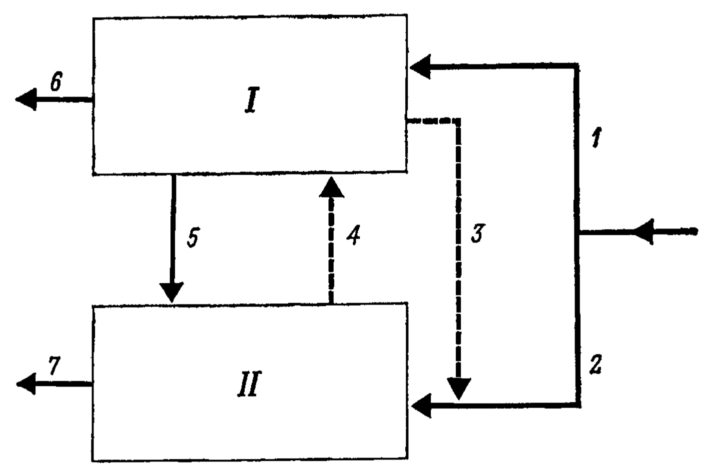


Рис. 48. Схема формирования ориентировочного рефлекса [2247].

I. Моделирующая система. *II*. Усилительная система: *1* — специфический путь от рецепторов к моделирующей системе; *2* — коллатеральный афферентный путь к усилительной системе; *3* — отрицательная обратная связь от моделирующей системы к синаптическим связям между афферентными коллатералями и усилительной системой; *4* — восходящий активирующий путь от усилительной к моделирующей системе; *5* — путь от моделирующей к усилительной системе (путь, по которому сигналы о наличии рассогласования передаются от моделирующей системы к усилительной); *6* — путь для специфических реакций, возникающих при соответствии между внешним раздражением и нервной моделью; *7* — путь для неспецифических вегетативных и соматических реакций, возникающих в результате стимуляции усилительной системы.

дения генерируется разряд, идущий от моделирующей к усилительной системе *(5)*, а импульсация из последней вызывает вегетативные и соматические компоненты ориентировочной реакции.

Эта гипотеза согласуется с другими данными об ослаблении реакции на раздражители, вызывающие настораживание. Например, Бартошук [159, 160], изучая реакцию изменения частоты сердечных сокращений у новорожденных детей, нашел, что после того, как реакция на 8-секундный звук возрастающей частоты угасла, ее можно вновь вызвать звуком, частота которого изменяется противоположным образом. Аналогично Энген и Липситт [653] нашли, что после того, как дыхательная реакция новорожденных детей на

смесь запахов ослабевает, ее можно вновь вызвать одним из компонентов этой смеси. Брум [346] обнаружил, что у цыплят, у которых наступило привыкание к 10-секундным световым вспышкам, повторяющимся с 20-секундными интервалами, поведенческая реакция вновь возникала, когда вместо 10-секундной вспышки включали 5- или 15-секундную вспышку (см. также [1371]).

Схема, показанная на рис. 48, построена на основе поведенческих и вегетативных показателей и не нуждается в постулировании каких-то особых центральных нервных структур. Как мы уже говорили, электрофизиологические изменения, сопровождающие угашение ориентировочного рефлекса, в виде уменьшения вызванного потенциала имеются как в афферентных путях, так и в более центральных отделах. Эрнандес-Пеон и др. [1016] обнаружили, что вызванный потенциал, регистрируемый в кохлеарном ядре кошки при звуковых щелчках, постепенно уменьшается при повторяющейся стимуляции. Однако это ослабление электрического ответа обычно происходит только после нескольких тысяч раздражений, тогда как поведенческая реакция ослабляется быстро. Подобные же результаты получены Галамбосом и др. [762] (см. также [2222]). Правда, более поздние исследования не подтвердили этих данных. Используя для анализа результатов очень точную методику, Уорден и Марш [2646] не обнаружили никакой постоянной направленности в изменении величины вызванных потенциалов при длительной (в течение нескольких часов) стимуляции.

Эрнандес-Пеон и др. [1017] утверждали также, что вызванные потенциалы, возникающие при действии вспышек света в латеральном коленчатом теле и зрительной коре, постепенно снижаются. Эти факты были подтверждены более поздними исследованиями, однако весьма вероятно, что полученные в данном случае результаты можно объяснить постепенным сужением зрачка [695]. Таким образом, данные о постепенном уменьшении вызванных потенциалов в прямых афферентных путях не подтверждаются или пока являются спорными [1137].

Однако мы уже видели, что имеются четкие данные об изменениях электрической активности коры мозга, как это явствует из электроэнцефалограмм, записанных параллельно с анализом процесса поведенческого привыкания. Когда испытуемый находится в состоянии покоя с закрытыми глазами, на электроэнцефалограмме регистрируется высокоамплитудный ритм около 10 Гц. Этот ритм сменяется низкоамплитудной высокочастотной активностью, когда испытуемый делает попытку уловить зрительный раздражитель или следить за ним. Новые стимулы особенно эффективно блокируют этот ритм, но их действие ослабляется при повторении. Гасто́ и др. [768] и Е. Н. Соколов [2247] показали, что новые раздражители сначала вызывают высокочастотную активность во многих участках коры, но если стимуляция повторяется, то эта активность сохраняется только в участках, соответствующих используемой сенсор-

ной модальности, а в дальнейшем и вовсе исчезает. В этом случае процесс ослабления электрического ответа идет параллельно с угасанием поведенческой реакции. Кроме того, ослабление электрического ответа специфично для данного стимула. Шарплесс и Джаспер [2192], исследуя пробуждение кошек от поверхностного сна при звуковом раздражении, зарегистрировали характерные изменения в электроэнцефалограмме — переход от медленных волн во время сна к низковольтной быстрой активности при пробуждении. Как только характерная для сна электрическая активность восстанавливалась, стимуляцию повторяли. Постепенно изменения в электрической активности исчезли; стимул перестал влиять на ЭЭГ и не вызывал пробуждения. Если после того, как наступало привыкание, включали тон другой высоты, то это вновь вызывало пробуждение животного. Особый интерес представляют данные о том, что, хотя при повторении раздражителя исчезала ЭЭГ-реакция, амплитуда вызванных потенциалов в коре не уменьшалась, а даже слегка увеличивалась.

Е. Н. Соколов по существу отождествляет систему формирования нервной модели (рис. 48) с сенсорной корой, а усилительную систему — с ретикулярной формацией. В таком случае если сигнал, идущий к коре, соответствует предварительно установившейся там нервной модели, то импульсы, идущие из коры, блокируют прохождение того же самого сигнала в ретикулярную формацию. Если же этого не происходит, то сигнал поступает в ретикулярную формацию по афферентным коллатералям. Таким образом, Е. Н. Соколов предполагает, что снижение ориентировочной реакции, происходящее при повторении стимуляции, есть результат активного стробирования (gating process), контролируемого выходным сигналом системы сравнения.

Хорн [1138] высказал критические замечания по поводу этого аспекта концепции Е. Н. Соколова. Хорн исходил из того, что ослабление реакции может происходить и после удаления коры мозга и что феномен этот можно объяснить, не постулируя таких сложных нервных цепей. В частности, как полагает Хорн, нет необходимости постулировать систему сравнения; это явление может быть объяснено с помощью «автогенерируемой депрессии» проведения. В основе такой точки зрения лежит гипотеза, согласно которой входные сигналы, вызываемые различными раздражителями или отдельными параметрами одного раздражителя, идут по различным нервным путям. Так, если в схеме, изображенной на рис. 49, сигнал от клетки *A* к клетке *R* ослабевает из-за развития автогенерируемой депрессии внутри самой клетки или в путях, которые связывают клетки, то клетка *R* все еще может реагировать на другой сигнал, приходящий от клетки *B*. Если импульсация от клетки *A* на некоторое время прекращается, то может произойти восстановление и клетка *R* снова сможет активироваться через этот путь. Две клетки *A* и *B* могут передавать сигналы, приходящие, например, от двух разных орга-

нов чувств, или из двух участков сетчатки, или от двух клеток, принимающих сигнал из одного участка, но избирательно реагирующих на направление движения стимула (см. стр. 121—123). Несколько случаев требуют специального рассмотрения.

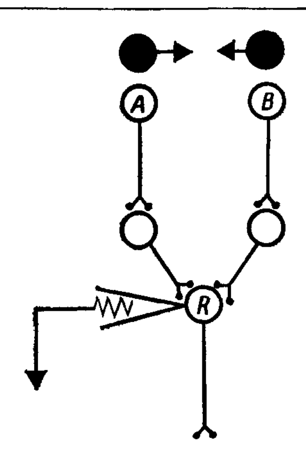


Рис. 49. Одна из гипотетических нервных цепей, предложенных Хорном для объяснения феномена привыкания (каждый символ на рис. 49—53 означает либо одиночную клетку, либо систему клеток) [1138].

Два разных входа *A* и *B* могут по раздельным каналам вызвать ответ в клетке *R*. В каждом из этих двух путей развивается автогенерируемая депрессия.

Ориентировочная реакция, возникающая под действием слабого раздражителя после того, как наступило привыкание к подобному же, но сильному раздражителю

Этот случай, видимо, создает трудности для интерпретации с помощью схемы Хорна, если только не предположить, что сходные раздражители, различающиеся только по своей интенсивности, возбуждают разные нейроны. В самом деле, имеются данные, подтверждающие это предположение. В кохлеарном ядре у кошек и птиц были обнаружены нейроны с различным порогом активации и разными нелинейными изменениями частоты разрядов при увеличении интенсивности раздражителя; таким образом, при изменении интенсивности раздражителя активируются разные клетки [810] (Кониши, личное сообщение).

Исчезновение привыкания

Ориентировочную реакцию, угасшую в процессе привыкания, можно повторно вызвать, если вместе с тестирующим раздражителем предъявить какой-либо дополнительный раздражитель. Хорн предпола-

гает, что этот эффект опосредован через ретикулярную систему (см. разд. 9.4). Когда нейроны ретикулярной системы вызывают гиперполяризацию синаптических терминалей клетки *A* на клетке *F* (рис. 50), там может увеличиться количество медиатора. Если до того клетка *F* перестала реагировать на клетку *A* из-за синаптической депрессии, то такая гиперполяризация будет приводить к активации клетки *F*. Следует отметить, что в немногих случаях исчезновения привыкания показано, что реакция животного при этом

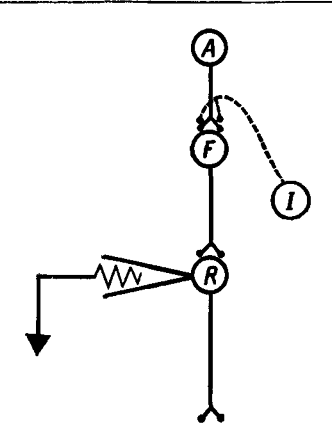


Рис. 50. Одна из гипотетических нервных цепей, по Хорну [1138].

Исчезновение привыкания. Если ослабление реакции произошло в результате синаптической депрессии, развившейся между клетками *A* и *F*, то реакцию можно вызвать вновь с помощью гиперполяризации входа (I) в терминалях клетки *A* на клетке *F*.

оказывается направленной на повторяющийся, а не на дополнительный раздражитель. Еще проще рассматривать дополнительный раздражитель как эквивалент клетки *B* в схеме, приведенной на рис. 49.

Распространение эффекта угашения (генерализация) на действие сходных раздражителей

Хорн объясняет этот эффект частичным перекрыванием нейронных путей, передающих импульсацию, вызываемую двумя раздражителями. Так, на схеме, приведенной на рис. 51, два раздражителя различной частоты могут воздействовать на клетки *P* и *Q* через разные, но частично перекрывающиеся группы клеток. Если для активации клетки *P* или клетки *Q* требуется одновременная активность трех клеток *R*, то клетка *Q* не может быть активирована тоном частотой 950 Гц, коль скоро реакция на тон частотой 1000 Гц исчезла в результате автогенерируемой депрессии в клетках R_1 — R_4.

Эффекты, зависящие от времени

Согласно данным Е. Н. Соколова, если произошло угашение реакции на раздражитель, то она может быть восстановлена путем предъявления раздражителя, отличного от повторяемого раздражителя по временны́м характеристикам. Чтобы схема Хорна действовала и в этом случае, требуется предположить, что раздражители с разными временны́ми характеристиками действуют через различные

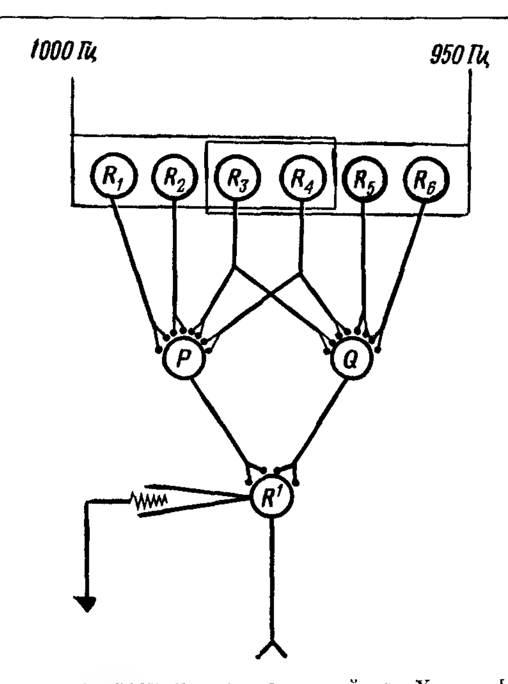


Рис. 51. Одна из гипотетических нервных цепей, по Хорну [1138].

Генерализация раздражителя. Два тона разной частоты раздельно влияют на клетки *P* и *Q*, действуя по частично перекрывающимся (за счет общих клеток R_3 и R_4) каналам.

пути. Клетки, которые могли бы обеспечить такое распределение по каналам в зависимости от временны́х характеристик, пока еще не известны, но вполне вероятно, что они существуют.

Эффект пропуска раздражителей

Сложнее объяснить случай, когда возникает реакция и при пропуске раздражителя в регулярной последовательности, к которой организм уже привык. В центральной нервной системе найдены клетки с необходимыми для таких реакций свойствами. Например, О. С. Виноградова [2469] (см. также [1135]) обнаружила клетки, которые,

реагируя на распределенные определенным образом во времени серии раздражителей, давали также реакцию, когда какой-то раздражитель выпадал из серии. Активация таких клеток, видимо, требует наличия какой-то системы детекции различий. Хорн считает, что такая система может быть относительно простой. Например, система, показанная на рис. 52, могла бы выявлять различия в импульсации клеток (или систем клеток) *A* и *K*, поскольку клетки *H* и *J* могут дать разряд только в том случае, если возбуждающее влияние, приходящее к ним от клеток *A* и *K*, превышает тормозное, поступающее

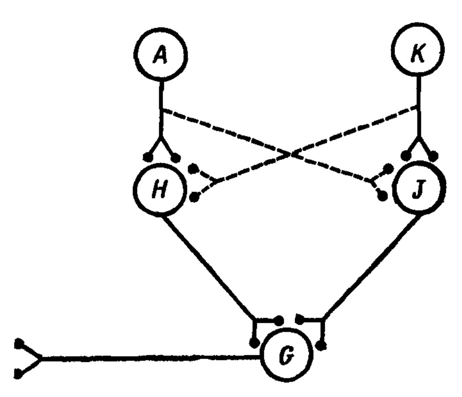


Рис. 52. Одна из гипотетических нервных цепей, по Хорну [1138].

Система детектирования различий. Клетка *A* оказывает возбуждающее влияние на клетку *H* и тормозное на клетку *J*. Клетка *K* возбуждает клетку *J* и тормозит клетку *H*. Таким образом, клетка *G* дает разряды только тогда, когда появляется различие в импульсации клеток *A* и *K*.

соответственно от клеток *K* и *A*. Это может произойти только тогда, когда активность клеток *A* и *K* различна. С помощью такой системы можно также объяснить реакцию на изменение длительности стимула, если предположить, что клетка *K* способна продолжать генерировать такой же разряд, какой первоначально возник под действием повторяющегося раздражителя. Предположим, ориентировочная реакция исчезает из-за депрессии в терминалях клетки *A* на клетке *F* (рис. 53). Если раздражитель, действующий на клетку *A*, изменился, а клетка *K* продолжает разряжаться, как и прежде, то это различие будет детектировано клеткой *G*; она активируется, и клетка *R* даст сигнал на выходе системы.

Мы остановились на этом вопросе столь подробно потому, что при его разборе ясно обнаруживаются как преимущества, так и опасности, связанные с применением блок-схем, подобных той, что показана на рис. 48. Отметим следующее:

1) с помощью такой блок-схемы можно описать поведенческие явления достаточно сжато и точно;

2) блок-схема не зависит от какой-то частной интерпретации нейронной системы;

3) однако многие факты, объясняемые с помощью такой блок-схемы, можно описать, не прибегая к представлению о компараторном механизме. Хотя альтернативное объяснение Хорна предполагает увеличение числа входных каналов, его система обеспечивает тем не менее большую экономию на системе сравнения. Это объяснение представляется вполне реальным.

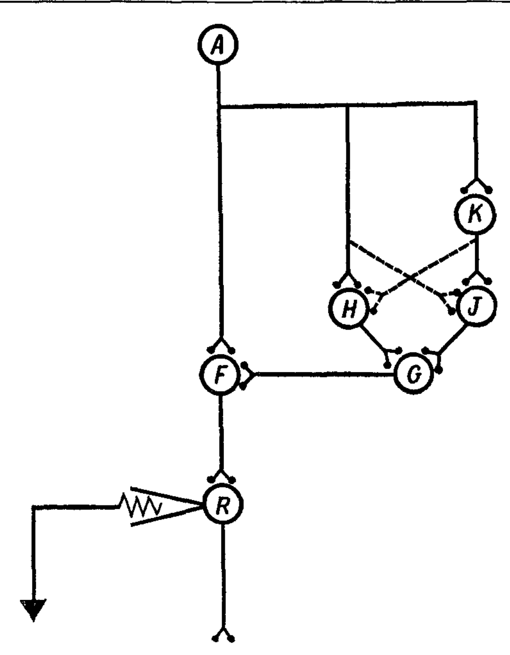


Рис. 53. Одна из гипотетических нервных цепей, по Хорну [1138].

Система, объясняющая эффекты привыкания, зависящие от времени. Эта система включает цепь детекции различий (рис. 52). Клетка *K* обладает свойством продолжать генерировать разряды, первоначально вызванные повторяющимися раздражителями.

Что касается гипотетических нейронных механизмов Хорна, то следует отметить, что обнаружено не только привыкание в одиночных клетках (см., например, [366, 367]). Были найдены клетки, действующие как детекторы новизны (сравни с клеткой *G* на рис. 52 и 53). Так, Хорн и Хилл [1141] обнаружили в среднем мозге кроликов небольшой участок, в котором изменения активности, вызываемые раздражителем, быстро ослабевают при повторении раздражения (рис. 54). Клетки в этой текто-тегментальной области были тестированы на разнообразные раздражители. Некоторые из клеток оказались чувствительными только к стимулам какой-то одной мо-

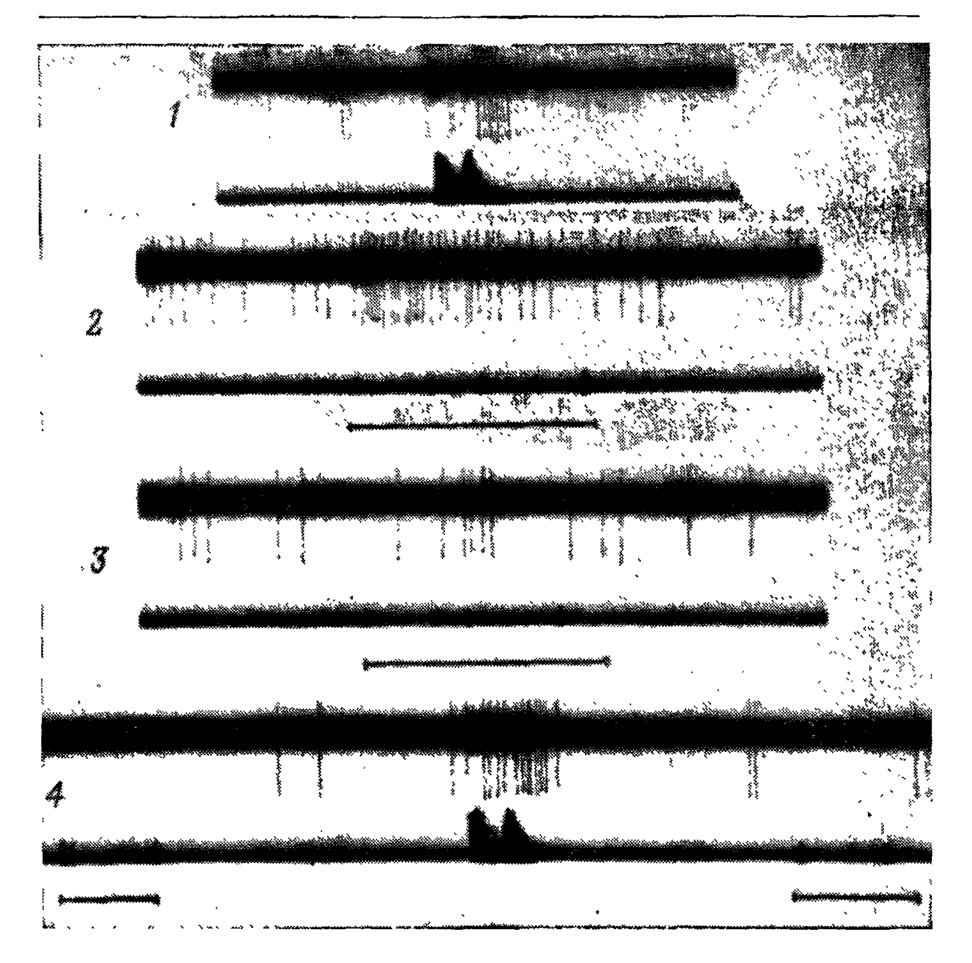


Рис. 54. Избирательное ослабление активности элемента тектума кролика [1141].

Время действия тактильного раздражителя (дуновение воздуха на кожное рецептивное поле на правом плече) отмечено горизонтальными линиями. На записях *2* и *3* показана активность соответственно при 5-м и 7-м предъявлении тактильного раздражителя. Между 46-м (запись *4* над левой линией) и 47-м (там же над правой линией) предъявлениями был включен гудок (артефакт в середине нижней дорожки записи *4*). Элемент реагировал на этот раздражитель с такой же силой, как и тогда, когда его предъявили в первый раз (запись *1*), до первых раздражений дуновением воздуха. Обратите внимание на то, что сильная реакция на гудок (запись *4*) никак не повлияла на последующую реакцию на тактильный раздражитель (нижняя правая полоса соответствует 0,5 с).

дальности, другие — к стимулам нескольких модальностей. В 63 из 72 исследованных клеток при повторении стимула ответ ослабевал. Как и в случае электроэнцефалографического ответа, о котором мы говорили выше, скорость ослабления электрического ответа клетки была сравнима со скоростью исчезновения поведенческой реакции, причем это ослабление было специфичным для одного оп-

ределенного раздражителя. После того как ответ клетки на один стимул исчезал, клетка могла реагировать на другой, новый стимул. Угашение происходило даже после удаления неокортекса. У животных других видов повреждение этого текто-тегментального участка ухудшает способность внимательно следить за раздражителем, а стимуляция улучшает выполнение тахистоскопических задач [1137]. Подобные нейроны новизны описаны в дорсо-латеральном аксиальном нервном тяже осьминога. Эти клетки одинаково легко привыкали к изменяющимся во времени стимулам и к постоянной стимуляции [2062]. Другие аналогичные исследования рассмотрены в работе Хорна и Хилла [1141].

Особый интерес в этом смысле представляют детекторы «нового движения», которые исследовали Хорн и Рауэлл [1144] путем регистрации активности тритоцеребрума саранчи. Здесь были обнаружены вставочные нейроны более высокого уровня, слабо реагирующие на постоянные раздражители, но дающие сильную реакцию на движение в контралатеральном поле. Большинство нейронов обладало дирекциональной чувствительностью; хотя реакция возникала в ответ на движения в обоих направлениях вдоль данной оси, движение в одном направлении было эффективнее, чем в другом. Когда объект двигался вдоль данной оси несколько раз подряд, ответ клетки ослабевал. Ослабление часто имело место даже в тех случаях, когда между следующими друг за другом раздражениями проходило несколько минут, причем этот эффект оказался специфичным в отношении оси движения. Если после того, как произошло угашение, стимул смещался и начинал двигаться вдоль параллельной оси, то реакция клетки возобновлялась на более высоком уровне. Для полного восстановления требовалось от 15 мин до нескольких часов. Поскольку во время привыкания фоновая частота разряда оставалась неизменной, а привыкание было специфичным для данной реакции, ослабление не могло обусловливаться тормозным влиянием внутри самой клетки. Хорн и Рауэлл полагают, что проще всего описанные наблюдения можно объяснить уменьшением запаса медиатора в синаптических терминалях (см. также [366, 367]).

Исчезновение привыкания, которое отмечается при стимуляции контралатеральной коннективы [2064], обусловлено либо ускорением мобилизации медиатора, либо облегчением на уровне постсинаптических мембран.

Следовательно, имеющиеся в настоящее время данные позволяют сделать вывод, что лишь для некоторых случаев привыкания на уровне поведенческих реакций может потребоваться постулирование системы сравнения. На физиологическом уровне привыкание может сопровождаться лишь небольшими изменениями в прямых афферентных путях (за исключением сенсорной коры), но оно связано с изменениями активности нейронов ствола мозга и характера ЭЭГ. По-видимому, дальнейшие исследования механизмов, лежащих в основе способности фиксировать внимание на новых раздражи-

телях, будут связаны с исследованием привыкания одиночных клеток [1137]. Позволит ли этот метод получить данные об изменениях избирательного внимания к тончайшим признакам раздражителей (см. разд. 6.2 и 6.3), пока не ясно.

Ориентировочная реакция переходит в определенные формы исследовательского поведения, при котором животное передвигается, либо настораживаясь при любых изменениях в окружающей среде, либо по очереди исследуя один объект за другим, либо делая и то и другое. Факторы, более всего способствующие такому поведению, рассмотрены в работе Берлайна [234]. К ним относятся новизна (которая характеризуется временем, прошедшим с тех пор, как данная ситуация встречалась в последний раз, или степенью ее сходства со знакомыми ситуациями), сложность, интенсивность и контраст, обедненность предшествующих условий содержания, эффективность ситуации и так далее. Более подробно эти вопросы будут обсуждаться позже (гл. 15 и 24).

6.5. ОТБОР РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как мы уже видели, должен происходить непрерывный отбор раздражителей, воздействующих на организм. Во многих случаях, особенно для простых организмов и простейших реакций высших организмов, модель связей между раздражителем и реакцией, активирующихся при появлении соответствующего раздражителя, оказывается вполне адекватной. Если мы рассматриваем коленный или чесательный рефлекс, то вопрос отбора раздражителя не составляет особой проблемы.

Что касается реактивности к конкретным признакам раздражителя, то вспомним такие всем хорошо знакомые приспособления, как замок и диск телефонного аппарата, избирательно реагирующие на определенные сочетания сигналов; сейчас появляются данные, позволяющие судить о тех физиологических процессах, которые в действительности происходят в нервной системе.

Несомненно, для исследования поведения любой степени сложности концепция организма как системы, пассивно фильтрующей раздражители, приходящие извне, неадекватна, и механические аналогии такого типа могут создать ложное впечатление простоты.

Во-первых, физические переменные кодируются в сенсорных органах в виде нервных импульсов. Кодирование может включать выделение величин более высокого порядка, таких, как скорость изменения освещенности (см. разд. 5.4 и 5.5) или текстуры (см. разд. 5.1). На этой или на более поздней стадии кодирования происходит также устранение избыточной информации — это в свою очередь может способствовать специфичности реактивности.

Во-вторых, эффективность закодированного сообщения в вызывании реакции может в некоторых случаях зависеть от сравнения с предшествующим сообщением. Необходимость постулировать про-

цесс сравнения проистекает из некоторых исследований константности восприятия (гл. 5), явления отбора раздражителей, специфичных для той или иной реакции, феномена специфического «образа искомого» (см. разд. 6.2) и, возможно, также привыкания (см. разд. 6.4). Нужно ли постулировать процесс сравнения на нейронном уровне в соответствии с моделью сравнения на поведенческом уровне, следует определять отдельно в каждом случае.

6.6. ВЫВОДЫ

1. Эффективность некоторых раздражителей специфична для одной реакции или группы реакций.

2. Использование концепции «врожденного разрешающего механизма», которую в прошлом применяли для объяснения случаев избирательной реактивности, может привести к ошибкам.

3. Многие примеры поискового поведения можно описать, если постулировать понятие «образа искомого». Развитие поискового поведения зависит от совпадения между раздражителями, с которыми животное сталкивается, и ранее установившимся образом искомого.

4. Имеются многочисленные данные о том, что сенсорный приток в центральную нервную систему контролируется центрифугальными волокнами, но данные об участии этих волокон в процессе избирательного внимания противоречивы. Механизмы, лежащие в основе избирательной реактивности к специфическим раздражителям, пока не ясны.

5. На появление нового раздражителя животное отвечает «ориентировочной реакцией». При этом реактивность к стимуляции усиливается и возрастает готовность животного к действию. Дальнейшее развитие этой реакции при повторении раздражителя зависит от его последствий. Если предъявление раздражителя не сопровождается важными сопутствующими явлениями, то реакция ослабевает. Особенности этого процесса угашения можно объяснить с помощью предположения, что у животного формируется «нервная модель» знакомого источника стимуляции, и рассогласование между полученной стимуляцией и нервной моделью приводит к ориентировочной реакции. Рассмотрено, насколько необходимо постулировать активное стробирование, управляемое системой сравнения, для объяснения привыкания на нейронном уровне.

6. Привыкание на уровне поведения, проявляющееся в ослаблении ориентировочной реакции, может сопровождаться лишь небольшими изменениями в прямых афферентных путях, но оно сопровождается изменениями ЭЭГ и реактивности определенных клеток ствола мозга и других областей центральной нервной системы.

ГЛАВА 7

ОРИЕНТАЦИЯ

Некоторые формы активности животных осуществляются независимо от ориентации относительно объектов внешней среды. Коленный рефлекс или эйякуляция, если говорить о рефлекторном уровне, возникнув в ответ на соответствующее раздражение, затем уже никак не соотносятся пространственно с предметным окружением. Аналогично обстоит дело и в некоторых случаях более сложного поведения; так, определенные факторы среды могут вызвать пение большой синицы, но далее пение будет продолжаться совершенно независимо от них.

Однако в большинстве случаев животные организуют свое поведение, ориентируясь на окружающие объекты: передвигаясь, они пользуются определенными ориентирами; хватая добычу, учитывают действия жертвы, а при ухаживании — положение партнера. Каким образом все это происходит, мы и рассмотрим в данной главе.

7.1. ОРИЕНТИРУЮЩИЕ РАЗДРАЖИТЕЛИ

Анализ механизма ориентации начинается с выявления тех раздражителей, по которым животное ориентируется. Часто, как это бывает, например, при ловле добычи или ухаживании, раздражители, вызывающие реакцию, одновременно служат и ориентирами. Однако, как было показано в гл. 3, во многих случаях бывает и по-иному: зяблик, стремящийся укрыться от опасности, находит дорогу, ориентируясь по раздражителям, совершенно не похожим на тревожный крик, вызвавший бегство. Другим примером может служить реакция птенцов дрозда, когда на внешнее раздражение они широко раскрывают клювы и вытягивают шеи. После того как глаза у дроздят раскроются полностью, эту реакцию вызывают одни зрительные раздражители, а направляют другие. Объект, вызывающий реакцию, должен иметь размеры, не превышающие определенных пределов, он должен находиться выше птенцов и перемещаться. В то же время птенцы, раскрывая клюв, вытягивают шею в сторону выпуклости на объекте, находящемся в верхней его части и ближе к птенцам, чем остальная часть, причем размеры этой выпуклости должны составлять примерно треть диаметра объекта (рис. 20). На примере этой реакции можно иллюстрировать и другое положение: контроль ориентации меняется с возрастом. Только что вылупившиеся дроздята совершенно слепы, и раскрытые клювы они вытягивают вер-

тикально вверх, руководствуясь только направлением силы тяжести, хотя вызывают реакцию механические или звуковые раздражители. На этих двух стадиях — до и после открывания глаз — различны как вызывающие, так и направляющие реакцию раздражители. Кроме того, системы, отвечающие за вызывание и за ориентацию реакции, перестраиваются на зрительный контроль в разное время. На промежуточном этапе реакция будет возникать уже в ответ на зрительные раздражители, но вытягивать шею птенцы будут, все еще руководствуясь направлением силы тяжести [2404].

Довольно часто, как, например, у мотылька, летящего на пламя, или самца певчей птицы, ухаживающего за самкой, общая природа раздражителей, позволяющих животным ориентироваться, ясна, хотя для их точного описания могут потребоваться эксперименты с моделями (подобные тем, что приводятся в гл. 4). Трудности появляются тогда, когда реакция возникает в ответ на физические факторы, лежащие за пределами нашей собственной чувствительности. Морские ракообразные (например, *Palaemon* sp.), лишенные возможности видеть морское дно или какие-нибудь наземные ориентиры, способны передвигаться в правильном направлении на значительное расстояние. Поскольку угол между направлением движения и солнцем остается приблизительно одним и тем же, весьма возможно, что солнце играет для них роль компаса. Эксперименты над видом *Mysidium gracilis* позволили предположить, что ориентиром служит не солнце как таковое, а поляризованный солнечный свет. В лабораторных условиях мизиды стремятся занять положение под прямым углом к плоскости поляризации [117] (рис. 23). Как известно, поляризованный свет служит для ориентации многим членистоногим [1255]. Например, пчелы, которые обычно ориентируются по солнцу, могут продолжать полет к цели и тогда, когда оно скрыто облаками; для ориентации им достаточно клочка голубого неба, так как его свет поляризован вполне определенным образом.

Другой пример — рыба гимнарх (*Gymnarchus niloticus*). Ее способность к ориентации, когда она, избегая препятствия, отплывает назад или различает на значительном расстоянии добычу, значительно превосходит возможности ее органов боковой линии и слабого зрения. Оказалось, что гимнархи через правильные промежутки времени испускают слабые электрические импульсы и посредством рецепторов, чувствительных к изменениям электрического поля, могут обнаруживать тела с иной, чем у воды, проводимостью [1547, 1548] (см. стр. 84 и рис. 24).

7.2. КЛАССИФИКАЦИЯ ОРИЕНТИРУЮЩИХ ДВИЖЕНИЙ

Способы, посредством которых животные ориентируются среди внешних раздражителей, столь разнообразны, что практически невозможно создать их исчерпывающую классификацию. Все же, как показало время, некоторые определения оказались весьма полезны-

ми, особенно в случае ориентации беспозвоночных. Подробно эти вопросы изложены Кюном [1422], а также Френкелем и Ганном [733], система которых вобрала в себя многие идеи их предшественников. Здесь мы будем следовать труду этих авторов, а также работе Кеннеди [1325], хотя в некоторых частностях он расходится с ними.

Кинезы

Кинезы и таксисы различаются в первую очередь в зависимости от того, ориентировано тело животного относительно раздражителя или нет. В первом случае мы говорим о таксисах, во втором — о кинезах. Сначала рассмотрим кинезы. В этом случае раздражители вызывают изменение либо скорости передвижения, либо частоты поворотов, что так или иначе меняет положение животного относительно источника раздражения.

Мокрицы *Porcellio scaber* обычно предпочитают скапливаться в сырых местах. Происходит это благодаря воздействию относительной влажности на их двигательную активность. При возрастании влажности увеличивается число неподвижных насекомых, и в результате мокрицы скапливаются в сыром месте. Сходный эффект наблюдается, когда изменения внешних условий просто замедляют движение животного (вспомним, как мчащиеся с большой скоростью по шоссе автомобили задерживаются и скапливаются в городах, где им приходится снижать скорость). Такое воздействие на линейную скорость известно под названием «ортокинез». Аналогичные явления известны и у позвоночных; например, плавательная активность пескоройки (личинка миноги) изменяется в зависимости от освещенности [1279].

В тех случаях, когда внешняя стимуляция влияет на частоту поворотов, говорят о «клинокинезе». Планарии *Dendrocoelum* стремятся к наименее освещенным участкам своего местообитания, и хотя, достигнув их, они не замирают, а продолжают двигаться, но стараются не покидать пределов темного участка [2440]. Достигается это за счет следующих факторов: во-первых, плывущие планарии довольно часто меняют направление движения, причем тем чаще, чем больше освещенность (рис. 55); во-вторых, они очень быстро адаптируются к увеличению освещенности. Поэтому больше шансов, что повернет та планария, которая плывет из темной зоны в светлую и еще не привыкла к усилившемуся освещению, чем та, которая движется в обратном направлении. Таким образом, в среднем животные чаще направляются к более темному участку, чем от него, и поэтому скапливаются там [2440].

Хотя на этот эксперимент Уллиотта довольно часто ссылаются, повторен он, по-видимому, не был. Однако известны и другие примеры. Такой паразит, как человечья вошь, находит своего хозяина, в частности, в результате клинокинетических реакций на температуру, влажность и запах. Адаптировавшись к неблагоприят-

ным условиям, насекомое движется приблизительно прямолинейно (рис. 56) и продолжает придерживаться того же направления, если условия улучшаются. Однако если насекомое попадает на участок с менее подходящими условиями, то оно начинает поворачивать. Таким образом, двигаясь прямо, когда стимуляция не меняется или становится более благоприятной, и поворачивая, когда условия

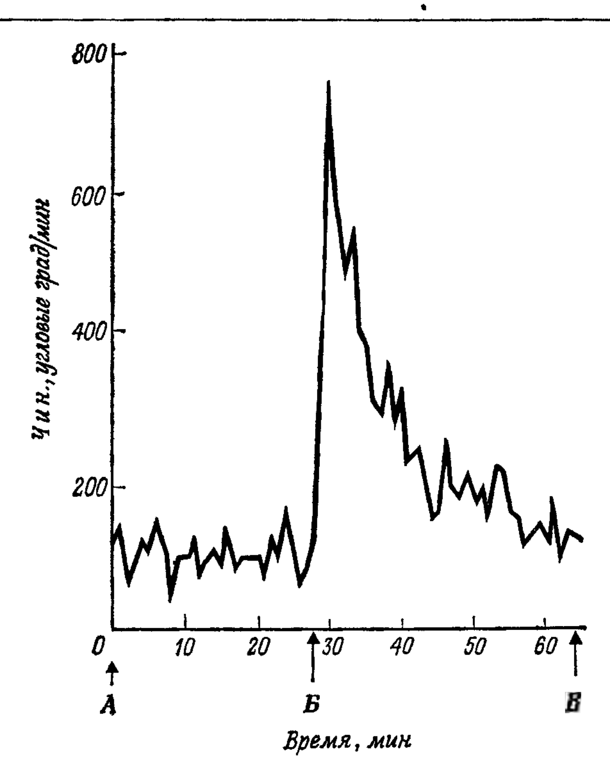


Рис. 55. Зависимость между интенсивностью света и частотой изменения направления (Ч. н. н.) у *Dendrocoelum* [2440].

А — Б — в темноте, *Б — В* — на свету

ухудшаются, вошь постепенно добирается до участка с оптимальными условиями [2598]. Этот случай отличается от предыдущего в том отношении, что частота поворотов падает с увеличением интенсивности стимуляции, тогда как в случае с *Dendrocoelum*, наоборот, чем ниже освещенность, тем выше частота поворотов. Тем не менее в обоих случаях реакции животных приводят их к наиболее благоприятным условиям.

Уллиотт [2440] и Френкель и Ганн [733] рассматривают адаптацию как неотъемлемый компонент клинокинетического переме-

щения по градиенту раздражения. Эти авторы считают, что без адаптации животные будут чаще поворачивать на одном конце градиента, чем на другом, но никакого результирующего движения в одном направлении не будет. Такой аргумент в данном случае неубедителен и справедлив лишь при определенных условиях. Рассмотрим поведение животного, у которого не происходит адаптации, и частота поворотов зависит от интенсивности раздражения. Предположим, что животное чаще поворачивает, когда интенсивность раздражения возрастает. Вероятность поворотов животных, которые движутся вверх по градиенту, будет увеличиваться, а животных, движущихся

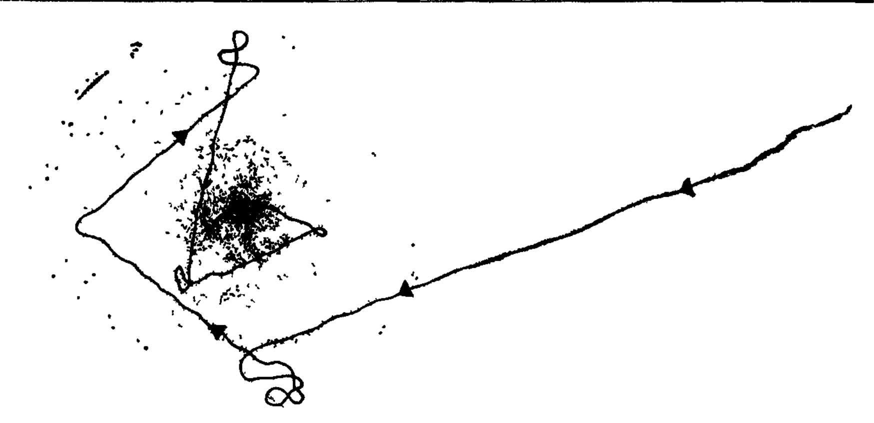


Рис. 56. Возможный путь, приводящий вошь к центру зоны действия благоприятного диффузного раздражителя [2598].

вниз по градиенту,— уменьшаться. В среднем расстояние, пройденное вниз по градиенту, будет больше расстояния, пройденного вверх по градиенту. Таким образом, животные будут собираться на участках с низкой интенсивностью раздражения даже в отсутствие адаптации.

Правда, при некоторых условиях такого направленного перемещения не будет происходить — это будет в том случае, если вероятность поворотов очень велика и животные поворачивают так быстро, что разница в вероятностях поворота при движении вверх и вниз по градиенту становится незначительной. Скорее всего это может произойти, если:

1) на данном участке интенсивность раздражения слабо меняется;

2) данное изменение раздражения вызывает лишь небольшое изменение частоты поворотов;

3) движение по субстрату происходит медленно;

4) частота поворотов высока.

В таких случаях тенденция к движению вниз по градиенту будет слабой, и животное, вероятно, будет двигаться по петляющей траек-

тории в каком-нибудь одном участке. При этом может даже появиться тенденция к скоплению на участках с повышенной интенсивностью раздражения. Поскольку вероятность длительного движения вперед в любом данном направлении будет тем меньше, чем выше частота поворотов, животные будут дольше оставаться на участках с высокой интенсивностью раздражения. Особи, попадающие на такие участки, будут оставаться на них, и популяция будет постепенно перемещаться вверх по градиенту.

Таким образом, в отсутствие адаптации возможно клинокинетическое перемещение животных вверх или вниз по градиенту раздражения в зависимости от соотношения условий, перечисленных выше.

Адаптация усложняет этот процесс. Если адаптация происходит сразу же, то эффективность стимулов различной интенсивности будет повсюду постоянной и частота поворотов не будет изменяться на протяжении градиента. Следовательно, не будет и клинокинетического перемещения. Однако при определенной степени адаптации она будет увеличивать тенденцию к смещению вниз по градиенту [2440] (см. стр. 163) — тенденцию, которая, как показано выше, может возникать и в отсутствие адаптации. Кроме того, при адаптации уменьшается «эффект ловушки», возникающий, если частота поворотов достаточно высока при данной скорости движения. По мере того как происходит адаптация, вероятность поворотов уменьшается, животное начинает «выпрямлять» траекторию движения и выбирается из ловушки. Поэтому Девенпорт и др. [507] были правы, предполагая, что медленная адаптация может содействовать клинокинетическому скапливанию вблизи участков, где частота поворотов максимальна, хотя эти авторы не указали других условий, необходимых для того, чтобы это происходило. Математическая разработка вопроса принадлежит Патлаку [1902].

Изменения условий среды часто вызывают изменение и в скорости движения (ортокинез) и в частоте поворотов (клинокинез). Сартис [2306] показал, что частично эти эффекты удается разделить и многие трудности, связанные с измерением «частоты поворотов», можно обойти, если определять среднее расстояние, проходимое в единицу времени, и результирующее линейное перемещение. Отношение этих двух величин (расстояние, пройденное в единицу времени/линейное перемещение) служит мерой нерегулярности траектории движения и для прямого пути равно единице. Если расстояние, пройденное в единицу времени, уменьшается, а отношение остается неизменным, то механизм является ортокинетическим. Если же отношение меняется, то механизм движения включает клинокинез.

Широко известно описание того, как парамеция попадает в каплю подкисленной воды, данное Дженнингсом [1270]. Двигаясь хаотично, парамеции достигают капли случайно. Оказавшись в капле, инфузория поворачивает всякий раз, как достигает границы капли. Этот «фоботаксис» имеет по крайней мере внешнее сходство с кли-

нокинезом; изменение стимуляции при попадании в менее благоприятные условия вызывает не постепенное, а резкое увеличение вероятности поворота.

Таксисы и поперечная ориентация

При кинезах тело не имеет определенной ориентации относительно источника раздражения: пространственная связь с этим источником изменяется в результате количественных изменений активности животного. При таксисах же тело животного принимает определенное направление. Таксис может сочетаться с локомоцией и, таким образом, животное будет двигаться по направлению к источнику раздражения, от него или под постоянным углом к нему. Употребление термина «таксис» иногда (но не всегда, см. разд. «Менотаксис») ограничивается случаями с простыми раздражителями, причем для зрительных раздражителей предполагается, что восприятия формы не происходит.

Клинотаксис

При клинотаксисе для ориентации тела не обязательно требуется, чтобы сам рецептор был способен различать, в каком направлении находится источник раздражения. Если рецептор неодинаково доступен для раздражителей, воздействующих на него с разных сторон, то животное может сравнивать интенсивности раздражения по обе стороны тела, поворачивая рецептор или рецепторы сначала в одну сторону, а затем в другую. Сравнение, конечно, идет последовательно, и животное поворачивается до тех пор, пока стимуляция с обеих сторон не станет одинаковой. Примером может служить реакция личинок различных мух (*Musca*, *Calliphora*, *Lucilia*) на свет в период, предшествующий окукливанию. Фоточувствительные структуры расположены на переднем конце тела и затенены, если источник света находится сзади. Когда личинка ползет, ее голова отклоняется сначала в одну сторону, затем в другую. Сравнение интенсивности раздражений, поступающих с обеих сторон, определяет величину боковых движений и их связь с сокращениями, благодаря которым подтягивается остальная часть тела. Таким образом устанавливается траектория движения личинки (рис. 57).

Наблюдая за поведением личинок, содержавшихся при тусклом рассеянном свете, Ганн (по [2388]) показал, что изменение направления движения обусловливается последовательным сравнением раздражения с обеих сторон. Каждый раз, когда личинка поворачивала голову налево, на мгновение включали дополнительную лампу, висевшую прямо над ней. При поворотах головы направо дополнительный свет не включался. При таком освещении личинка двигалась по кругу вправо. Если дополнительная лампа включалась, когда голова поворачивалась вправо, то личинка ползла по кругу влево.

Из этого следует, что ориентация в горизонтальном луче обусловливается не прямой реакцией на направление луча, а последовательными реакциями, сила которых меняется в зависимости от интенсивности падающего света.

На практике клинотаксисы относительно редко встречаются в виде реакции на свет, так как у большинства животных имеются

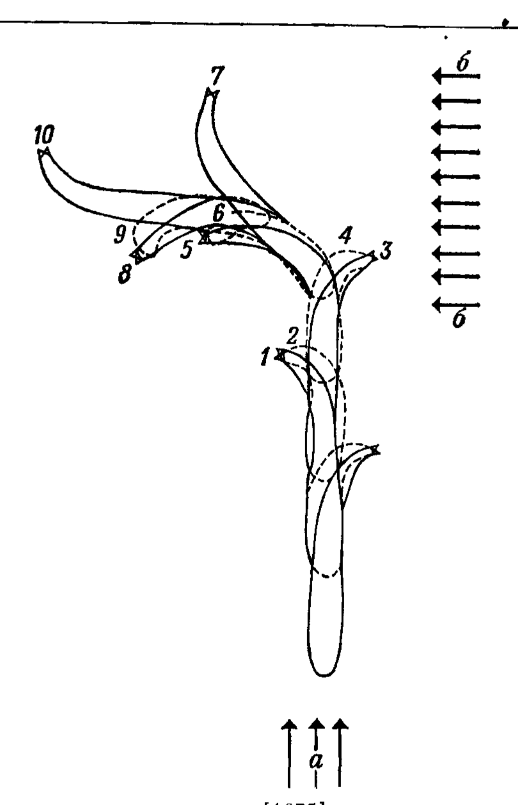


Рис. 57. Клинотаксис у личинки мухи [1675].

В момент времени, соответствующий *1*, источник света *а* был выключен, а источник *б* включен.

глаза, способные непосредственно различать направление света. Однако клинотаксисы часто используются для ориентации на химические раздражители; планарии, например, находят таким способом приманку (О. Кёлер, по [733]). Если в блюдце с планарией положить приманку, то животное вскоре начинает ее искать, двигаясь вокруг нее. Затем извилистым путем планария постепенно приближается к цели. Это движение может быть одной из форм клинокинеза. Приблизившись на определенное расстояние к приманке, планария дальше ползет прямо вперед, поворачивая из стороны в сторону переднюю

часть тела. На этом этапе движение, очевидно, представляет собой клинотаксис. Этот более эффективный метод ориентации, по-видимому, может быть применен только на небольшом расстоянии от приманки, когда градиент стимуляции становится достаточно большим.

Тропотаксис

При клинотаксисе животное, по существу, производит последовательное сравнение стимулов, воздействующих на рецепторы при поворотах тела из стороны в сторону. При тропотаксисе — и в этом его отличие от клинотаксиса — происходит сравнение двух одновременно приходящих раздражений. Ориентация здесь обусловлена билатерально симметричным расположением рецепторов, которые могут быть одинаково стимулированы только в том случае, когда животное направлено либо прямо к источнику раздражения, либо от него. Сравнение одновременно поступающих стимулов позволяет животному определять направление к локализованному источнику или от него без боковых отклонений и без волнообразных движений, необходимых при клинотаксисе. Изменение направления движения при тропотаксисе происходит тогда, когда интенсивность стимуляции симметричных рецепторов становится неодинаковой.

Теоретически этот тип ориентации можно распознать двумя способами. Во-первых, если выключить рецепторы с одной стороны тела, то животное, окруженное диффузным полем раздражения, должно будет непрерывно поворачиваться в одну сторону. В этих условиях изменением направления тела интенсивность раздражения с обеих сторон уравнять нельзя и, следовательно, возникает движение по кругу. Во-вторых, если на животное воздействуют два источника раздражения, поля которых пересекаются, то оно будет двигаться вдоль линии, лежащей между этими двумя источниками. Очевидно, при таком направлении движения тенденции к поворотам направо и налево уравновешиваются.

Примеры такой ориентации можно найти в поведении мокрицы *Armadillidium*, у которой во многих случаях возникает реакция фототропотаксиса. После одностороннего ослепления она начинает делать круговые движения (рис. 58), тогда как интактные животные обычно (хотя и не всегда) движутся между двумя источниками света (рис. 59). Однако случаи «чистого» тропотаксиса найти нелегко, так как эта реакция часто сочетается с телотаксисом, который мы рассмотрим ниже.

«Дорсальную световую реакцию», благодаря которой многие водные (и воздушные) (см., например, [818]) животные держатся дорсальной (или вентральной) стороной вверх, Френкель и Ганн отличают от тропотаксиса на том основании, что в этом случае животное движется (если оно вообще движется) в плоскости, находящейся под прямым углом к источнику раздражения, а не в направлении к нему или от него. Тинберген [2388] по этому поводу заметил,

что авторы просто не смогли отделить в данном случае ориентационный компонент реакции от локомоции, которая может ее сопровождать. Как уже обсуждалось ранее (см. разд. 7.1), ориентация движения может определяться совершенно иными раздражителями, нежели те, которые его вызвали, и оба процесса можно анализировать независимо друг от друга. В некоторых случаях ориентация не зависит ни от какой формы локомоции, но это не обязательно означает, что она отличается от ориентации в других подобных случаях, в которых она сопровождается локомоцией.

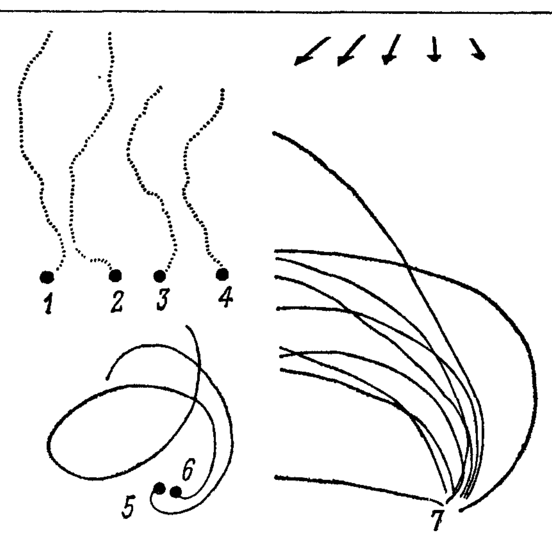


Рис. 58. Положительный фототропотаксис у ослепленной на правый глаз мокрицы *Armadillidium* [1008].

1—4 в темноте; *5—6* на свету (освещение сверху), *7* — в луче света, направление которого указано стрелками.

В действительности дорсальная световая реакция обладает характеристиками тропотаксиса. Рыбья вошь *Argulus* sp. обычно плавает спинной поверхностью к свету. Когда свет поступает снизу, спинная поверхность направлена вниз. Если источник света передвигать, то животное либо поворачивается боком, либо кувыркается вперед, чтобы сохранить ориентацию. Животные с одним поврежденным глазом непрерывно делают крутящиеся или спиральные движения. Это показывает, что дорсальная световая реакция зависит от баланса между раздражением обоих глаз [1024].

У рыбы *Crenilabrus* ориентация осуществляется за счет дорсальной световой реакции и сигналов от лабиринта. При удалении лабиринтов рыба ориентируется дорсальной поверхностью к свету. Если же лабиринтны интактны, то положение тела частично контро-

лируется лабиринтами, а частично — за счет дорсальной световой реакции. Результирующее положение будет зависеть от интенсивности и направления света (рис. 60). При удалении одного глаза рыба сначала крутится в направлении интактной стороны. Сравнимые явления были исследованы Джаном [1239] у амфибий.

Очевидно, нет никаких оснований для того, чтобы разделять тропотаксис и дорсальную световую реакцию, как это сделали Френкель и Ганн. Однако до сих пор существует обычай ограничивать применение термина «таксис» случаями, в которых участвует локомоция.

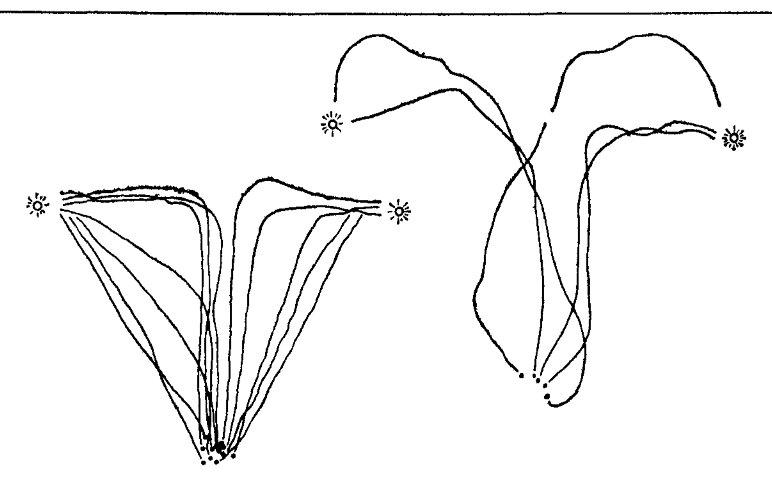


Рис. 59. Положительный фототропотаксис у мокрицы *Armadillidium* при действии двух источников света одинаковой интенсивности [1817].

Например, обычно поддержание вертикального положения тела не называют «геотаксисом». Способы, посредством которых животные специфическим образом распределяются в окружающей среде, имеют очень большое экологическое значение. Поэтому при изучении «таксисов» больше всего внимания обращали именно на локомоцию. Поскольку вопрос этот, в сущности, чисто терминологический, мы на нем останавливаться не будем.

До недавнего времени полагали, что большинство реакций тропотаксиса у насекомых можно объяснить на основе различий в «чувствительности» омматидиев. Рассмотрим, к примеру, ориентацию *Eristalis*, когда на нее действуют два источника света разной интенсивности. Муха выбирает направление на точку, лежащую между двумя источниками света, ближе к более сильному источнику. Если предположить, что эта ориентация обусловлена балансом между тенденциями к поворотам, вызванными стимуляцией обоих глаз, то действие более сильного света, падающего, скажем, в левый глаз, уравновешивается действием слабого, воспринимаемого правым гла-

зом. Поскольку траектория движения мухи проходит ближе к сильному источнику света, чем к слабому, омматидии, стимулируемые слабым источником, лежат дальше назад, чем те, которые стимулируются сильным источником. Таким образом, стремление повернуть, вызываемое сильным светом, попадающим на передние омматидии, уравновешивается противоположным стремлением, возникающим при действии слабого света на задние омматидии. Следовательно,

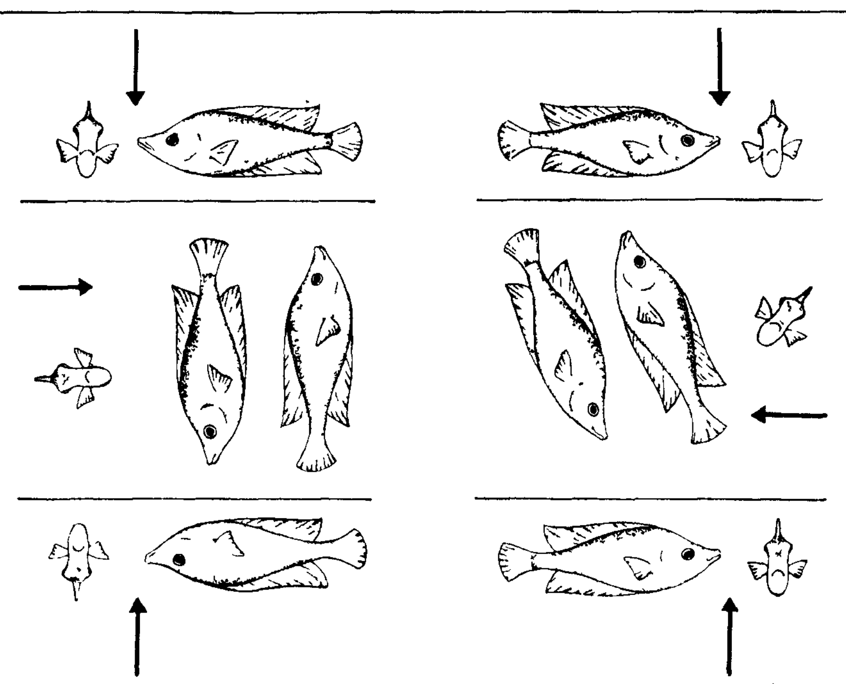


Рис. 60. Дорсальная световая реакция при разных направлениях (указаны стрелками) луча света [1112].

Слева — лабиринтэктомированные *Crenilabrus*, справа — нормальные *Crenilabrus*.

задние омматидии должны быть чувствительнее омматидиев, лежащих перед ними. Изменяя условия освещения, можно составить карту чувствительности омматидиев. Таким образом Долли и Вирда [598] нашли, что в секторе, составляющем всего 23°, чувствительность омматидиев повышается в 55 раз. Конечно, чувствительность в данном случае — понятие гипотетическое, предложенное для объяснения экспериментальных фактов, и выведена она не из свойств самого омматидия, а из общей реакции поворота тела, которая может быть опосредована через нее. Тем не менее эта гипотеза оказалась полезной при объяснении многих фактов, полученных в экспериментах, в которых исследовалась ориентация по отношению к двум

источникам стимуляции или ориентация у односторонне ослепленных животных. Однако детальные исследования показали, что эта гипотеза неверна. Изучая поведение гладыша, Людтке (по [733]) нашел, что изменчивость и адаптационная пластичность ориентации требуют постулирования дополнительных переменных помимо тех, что использованы в карте чувствительности. Это свидетельствует о том, что вся система объяснения пока еще недостаточно обоснована. Альтернативный подход к этим проблемам мы будем обсуждать позже в этой же главе.

Телотаксис

Как клинотаксис, так и тропотаксис основаны на равновесии — животное ориентирует свое тело, уравновешивая интенсивности раздражения с обеих сторон. Реакция телотаксиса обусловлена не простым равновесием: если два источника раздражения действуют в одной и той же модальности, то движение животного будет направлено либо к одному, либо к другому из них, но не в промежуточном

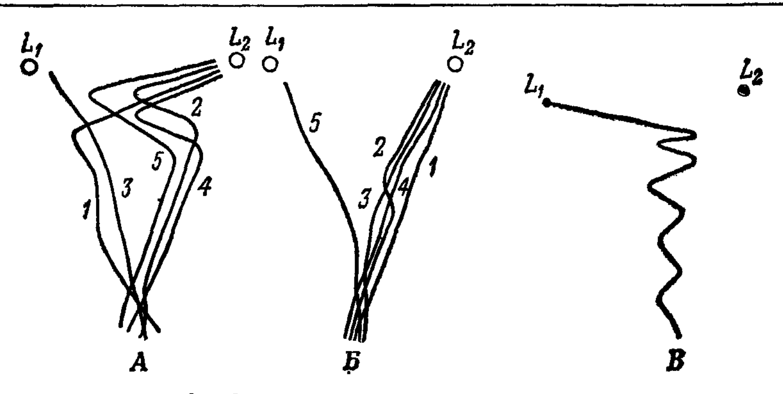


Рис. 61. Телотаксис [733].

Опыт с двумя источниками света (L_1 и L_2) *А* и *Б* — траектории движения раков-отшельников (*1—5*), *В* — траектория равноногих ракообразных *Aega*

направлении. Это говорит о том, что влияние одного из раздражителей каким-то образом подавляется. Пример такой ориентации показан на рис. 61: рак-отшельник выбирает направление либо к одному источнику света, либо к другому. Подобным же образом ведут себя и пчелы. Кроме того, было показано, что после одностороннего ослепления пчелы сначала движутся по кругу, а затем направляются прямо на источник света. Круговые движения можно объяснить тем, что свет сначала стимулирует очень чувствительные задние омматидии; однако вскоре они адаптируются, пчела фиксирует источник света передними омматидиями и движется по направлению к нему.

Однако адаптацией омматидиев нельзя объяснить торможение реакции на объекты зрительного поля, не влияющие на ориентацию животного. Этот вопрос был рассмотрен Уоллесом [2489], который предположил, что подавление реакции в этом случае происходит не на сенсорном уровне, а в результате взаимного исключения реакций на моторном уровне.

Кюн [1422] пользовался термином «телотаксис» для реакций, подобных ориентации стрекозы в сторону жертвы. Френкель и Ганн предпочитают ограничивать использование этого термина случаями, в которых реакция на раздражитель не включает предметного зрения; они исходят из того, что в противном случае в эту категорию могут попасть реакции, в которых участвуют сложные механизмы, такие, как «мотивы, обучение и т. п., которые, как обычно считают, отсутствуют в рассматриваемых нами элементарных реакциях». Решение этого вопроса зависит от критериев, принятых в той или иной системе классификации. Если считать, что классификация основана на механизмах, то Френкель и Ганн, безусловно, правы. Но, поскольку эта система по большей части основана на описательных наблюдениях поведения целых животных, лучше не делать допущений о сходстве физиологических механизмов между любыми отдельными видами кинезов или таксисов. Тинберген [2388], подобно Кюну, включил в эту категорию ответы на раздражители определенной конфигурации, например реакцию вытягивания шеи и раскрывания клюва у птенцов дрозда при появлении головы родителя.

Менотаксис

В классических случаях телотаксиса животное ориентируется прямо на раздражитель или от него. Менотаксис, или, как его называют, реакция светового компаса, представляет собой ориентацию под постоянным углом к направлению на источник раздражения. Направляясь домой, муравей частично ориентируется по положению солнца. Если кажущееся положение солнца медленно изменять с помощью зеркала, то соответственно будет меняться и курс движения муравья [2135].

Джендер [1250], изучавший поведение рыжих лесных муравьев (*Formica rufa*), предположил, что менотаксис не обусловлен каким-то особым полностью независимым механизмом, а определенным образом накладывается на тропо- и телотаксис. Ориентация с помощью менотаксиса при фуражировании у этих муравьев, по мнению Джендера, постепенно развивается из реакции тропотаксиса. Остаточным влиянием тропотаксиса можно объяснить ошибки, которые делает муравей на ранних стадиях выработки менотаксиса. Уже сложившиеся реакции менотаксиса до некоторой степени становятся независимыми от первоначального тропотаксиса; так, если знак тропотаксиса изменяется на обратный (например, когда муравей

поворачивает назад в муравейник), то характер менотаксиса не меняется.

Можно и по-другому показать, что реакция тропотаксиса постоянно и независимо существует даже тогда, когда муравей ориентируется с помощью менотаксиса. Были проведены эксперименты, в которых регистрировали действия муравья после того, как источник света, по которому он ориентировался, выключали и зажигали

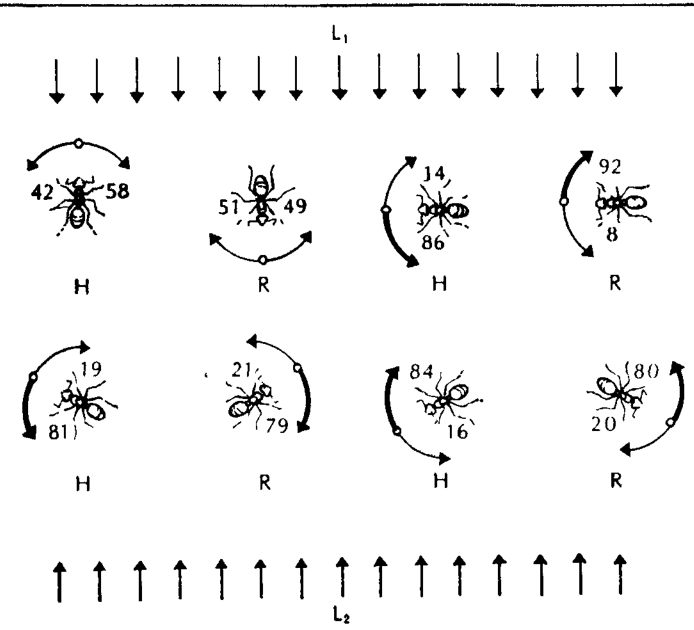


Рис. 62. Фототаксис и менотаксис у муравья *Formica rufa* [1250].

Цифры — число опытов, в которых муравей поворачивал налево или направо, когда направление света менялось (сначала зажигался L_1, затем L_2) *H* — движение из муравейника, *R* — путь в муравейник.

другой, расположенный под углом 180° к нему. Если муравей первоначально двигался к первому источнику или от него, то вероятность поворота ко второму источнику по часовой стрелке и против нее была одинаковой (рис. 62). Если первоначально муравей ориентировался с помощью менотаксиса в направлении источника света, расположенного в одном из передних квадрантов, то обычно он поворачивался по направлению ко второму источнику, приобретая новую ориентацию (слева внизу). Если же свет первоначально зажигали в одном из задних квадрантов, то муравей отворачивался от нового источника (справа внизу). Если муравей сначала двигался боком к свету, то он поворачивался на источник, когда направлялся от муравейника, и отворачивался от источника, когда возвращался

домой. Таким образом, в каждом случае направление поворота, сделанного для осуществления ориентации с помощью менотаксиса, видимо, зависит от знака фототаксиса [1250].

Такие эксперименты говорят о том, что возникшая тенденция к ориентации под определенным углом к направлению раздражения, действующего по ту или иную сторону от оси тела, накладывается на предшествующую реакцию тропотаксиса, так что оценивается угол между источником раздражения и осью тела, и тенденция к повороту зависит не от разницы между этим углом и 0° (или 180°), как раньше, а от разницы между ним и требуемым углом между осью тела и направлением на раздражитель (золльверт).

Мнемотаксис

Как мы уже видели, Френкель и Ганн ограничили свою систему классификации случаями, в которых конфигурации стимулов не имеют значения. Однако даже у беспозвоночных некоторые реакции ориентации определяются комплексами раздражителей. Например, оса пчелиный волк (*Philanthus triangulum*) находит свое гнездо, одновременно пользуясь многочисленными ориентирами [247]. Тинберген и Круйт [2403] провели исследование с целью выяснить, каким образом эта оса использует вехи, расположенные у входа в норку. После того как оса привыкала к местности вокруг норки, ориентиры различным образом перераспределяли. Оказалось, что при возвращении в норку оса реагирует на положение входа в гнездо относительно общей конфигурации ориентиров, причем эта реакция не связана с раздражением каких-то особых участков сетчатки под влиянием специфических ориентиров (см. также [1222]).

Кюн [1422] выделяет случаи, подобные этому, в категорию «мнемотаксисов» отчасти на том основании, что здесь важны конфигурации раздражителей, отчасти же потому, что в этих случаях имеет место обучение. Разумеется, элемент обучения может присутствовать также и в телотаксисе и в менотаксисе, и Тинберген [2388] отмечает, что различие здесь лишь в степени. Простота телотаксиса может быть лишь кажущейся, поскольку здесь в поле зрения также имеются определенные конфигурации раздражителей, хотя выделяется в нем лишь какая-то одна точка. О связи между этими типами ориентации мы еще будем говорить далее в этой главе.

Применимость классификации кинезов и таксисов

Многочисленные примеры, приводимые в книге Френкеля и Ганна, показывают, как эта система классификации приводит в определенный порядок разнообразные данные по ориентации. Это полезно не только для целей описания и классификации, но и для установления связи между природой ориентационных реакций и сложностью сенсорного оснащения, а также для исследования их филогенеза

[1253]. Однако нужно сделать две оговорки. Во-первых, эти категории типов ориентации были выделены на основании лабораторных исследований довольно примитивных животных в упрощенных ситуациях. Для высокоорганизованных животных в природных условиях и даже для простых организмов в более сложных ситуациях в лаборатории ценность этих категорий снижается; часто наблюдаемые реакции бывает трудно отнести к той или иной категории, причем оказывается, что различные типы ориентации либо имеют место одновременно, либо незаметно переходят друг в друга, так что различия между ними стираются. Конечно, это не обесценивает системы, а лишь ограничивает ее использование. Во-вторых, нужно с особой осторожностью подходить к выводам о сходстве механизмов различных типов ориентации. Отнесение различных случаев ориентации к той или иной категории основано на оценке роли отдельных рецепторных органов, а не на анализе всей совокупности связей между раздражителем и реакцией. Это приводит к чрезмерному упрощению. Критерии, которыми пользуются Френкель и Ганн в своей классификации, полезны, когда речь идет о различных типах изменения ориентации в пространстве, однако на них опасно опираться при попытках выделить физиологические механизмы.

7.3. АНАЛИЗ ОРИЕНТАЦИИ С ПОМОЩЬЮ ТЕОРИИ СИСТЕМ УПРАВЛЕНИЯ

В последние годы значительный успех в исследовании механизмов ориентации достигнут не только благодаря попыткам анализа на нейронном уровне, но также благодаря применению методов, используемых при изучении систем управления в технике. Некоторые примеры такого подхода мы уже рассмотрели в гл. 5. Реакция ориентации возможна, если животное имеет механизм, воспринимающий внешнюю информацию, средства для изменения своей ориентации и определенные связи между ними. Эти связи могут осуществляться различными способами. Конкретную организацию связей можно определить, если построить альтернативные схемы организации потоков информации, а затем проверить каждую из них экспериментально. Подобным же образом можно проанализировать работу каждой из подсистем на основании анализа их подсистем и т. д. Таким образом, этот подход имеет своей целью определение функций физиологических механизмов, лежащих в основе ориентации. Знание роли этих механизмов поможет идентифицировать их (см., например, [957, 1118, 1119, 1292, 1604, 1757—1759, 1761, 2602, 2603]).

Разомкнутые системы

Если движение, производимое эффекторами, не имеет последствий, влияющих на дальнейшее действие внешнего раздражителя, то мы говорим, что «рецепторно-эффекторная система» является «разомкнутой» (open system). Любой механизм ориентации, при котором

стимуляция оканчивается до завершения движения, должен быть отнесен к этому типу систем. Самцы светляков *(Photinus)* довольно точно ориентируются на короткие вспышки света. Поскольку светляки могут правильно поворачивать, даже если начинают движение после того, как вспышка погаснет [1676], выход системы (изменение направления) не может влиять на вход (угол между направлением на вспышку и осью тела) и, следовательно, эта система является разомкнутой.

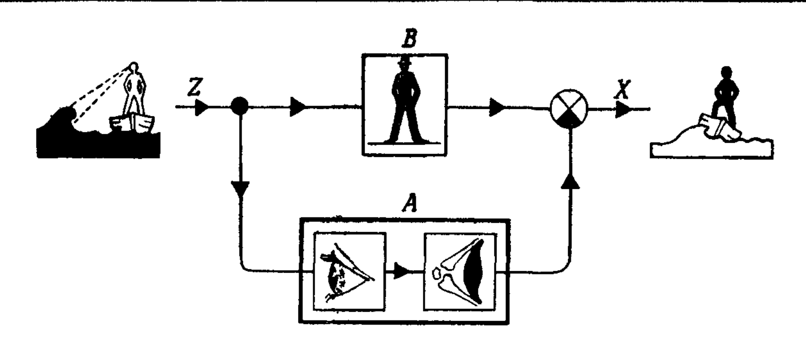


Рис. 63. Параллельная корректирующая связь [1758].

Человек видит, что приближается волна, и делает соответствующее движение, чтобы удержаться в вертикальном положении, когда волна наклоняет лодку $X=(B-A)Z$.

По той же причине мгновенное выбрасывание передних ног богомолом, хватающим жертву, должно находиться под управлением разомкнутой системы. Информация о положении жертвы поступает из сложных глаз. Выходом системы является угол между направлением броска и осью тела. Теоретически информация о направлении броска относительно положения жертвы (т. е. ошибка прицеливания) могла бы восприниматься глазами и возвращаться в систему в ходе броска, однако в данном случае задержка в «контуре управления» будет больше времени, требуемого для броска. Таким образом, выбрасывание ног не может влиять на вход системы, и, следовательно, она является разомкнутой [1759] (см. также [1635, 1708]).

Пример разомкнутой системы несколько иного типа, содержащей параллельную корректирующую связь (mesh system), показан на рис. 63. Здесь внешнее изменение не только воздействует на рецепторные органы, но и вызывает физическое смещение. Однако эффектор производит компенсирующее движение, точно противодействующее отклонению, которое вызывает входное воздействие. Человек, стоящий в маленькой лодке, видит приближающуюся волну. При этом волна не только является зрительным раздражителем, но и порождает силу, наклоняющую лодку. Однако человек может согнуть ногу, точно уравновесив толчок, и сохранить вертикальное положение тела.

Совершенно очевидно, что четкое функционирование разомкнутых систем зависит от точности их калибровки: движение, производимое эффекторами, должно точно соответствовать измеряемому отклонению. В случае описанной выше реакции богомолов эта калибровка не зависит от предварительного обучения, так как личинки, никогда ранее не видевшие дрозофил, хватают первую же дрозофилу, которая им попадется. В то же время когда человек бросает дротик или старается сохранить вертикальное положение в лодке, калибровка движений зависит от практики. Система с параллельной корректирующей связью обладает особым свойством, не встречающимся в других регулирующих механизмах, благодаря которому она способна обеспечивать непрерывную абсолютно точную ориентацию — влияние нарушающих ориентацию факторов заранее оценивается, а затем нейтрализуется. Однако эффективность такой системы зависит от предварительной точной калибровки (см. также [1761]).

Замкнутые системы. Управление с обратной связью

Во многих случаях оценка величины отклонения происходит непрерывно, и в соответствии с этим меняется реакция. Результаты предыдущей активности эффекторов могут поступать обратно в си-

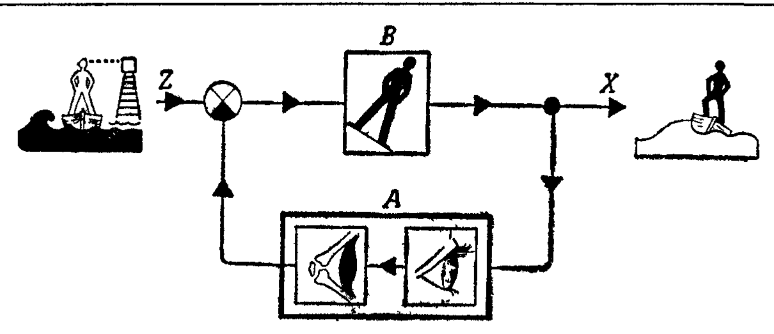


Рис. 64. Петля обратной связи [1758].

Человек получает информацию об изменении положения тела, глядя на далекий неподвижный объект, и делает соответствующие корректирующие движения, когда волна уже начала наклонять лодку.

$$X = B(Z - AX), \text{ отсюда } X = \frac{Z}{\frac{1}{B} + A}.$$

стему и влиять на их последующую активность. Пример такой системы показан на рис. 64. В данном случае человек сохраняет положение тела, наблюдая за неподвижным объектом, не зависящим от движения волн. Когда волна наклоняет лодку, он воспринимает изменение своего положения и делает соответствующее движение, чтобы его исправить.

Основное различие между системой с параллельной корректирующей связью и системой с петлей обратной связи (т. е. с последовательной обратной связью) можно иллюстрировать следующим опытом. Если попросить несколько человек показать рукой на предмет, который они видят сквозь трехгранную призму, смещающую поле зрения на несколько градусов, и сравнить точность выполнения задачи у испытуемых, которые при этом видят свою руку, и у тех,

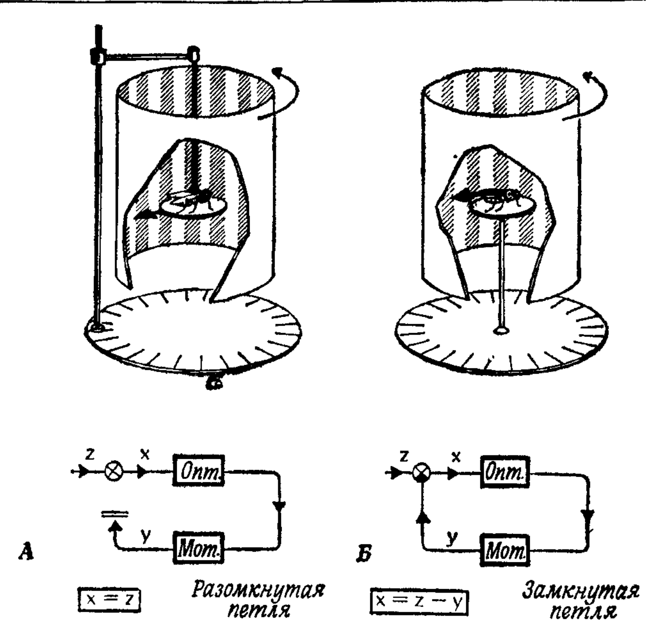


Рис. 65. Измерение оптомоторной реакции мухи при разомкнутой (*А*) и замкнутой (*Б*) петле обратной связи [1761].

А — тело мухи неподвижно закреплено. Поворотное движение оценивается по вращению диска, находящегося у нее под ногами; *Б* — муха свободно движется на платформе. Обозначения: y — угловая скорость движения мухи; z — угловая скорость движения цилиндра.

кто ее не видит, то окажется, что испытуемые второй группы ошибутся на угол, равный углу призмы. Это говорит о том, что здесь управление основано на системе с параллельной корректирующей связью. Испытуемые, которые могут видеть свою руку, в конце концов точно указывают на предмет; следовательно, у них управление движением происходит с участием обратной связи. Изображение угла между рукой и предметом на сетчатке (т. е. ошибка прицеливания) не искажается призмой, и поэтому обратная связь может действовать, совмещая руку с направлением на предмет.

Имеется еще один метод, позволяющий определить тип системы; для этого прерывают в определенном месте причинную связь. При

оптомоторной реакции у нормальной мухи, которая, как мы уже видели (см. разд. 5.3), зависит от обратной связи, движение мухи приводит к уменьшению относительной угловой скорости цилиндра, вращающегося вокруг нее. Если удерживать муху в неподвижном положении, позволяя ей вращать движениями ног поворотный столик, на котором она находится (рис. 65), то относительная угловая скорость цилиндра уменьшаться не будет — петля разомкнулась. При разомкнутой петле обратной связи угловая скорость мухи сильно превышает угловую скорость цилиндра (рис. 66), а при замкнутой она приближается к ней (по крайней мере при низких скоростях цилиндра) [1761].

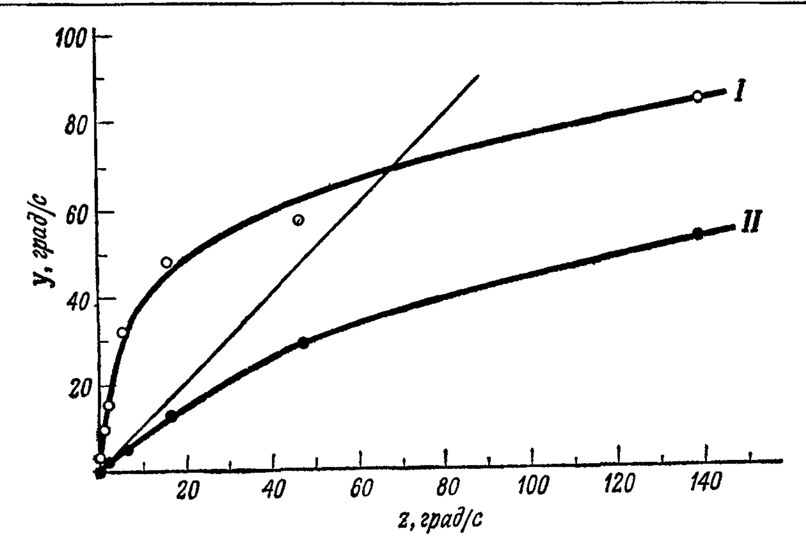


Рис. 66. Результаты, полученные в двух экспериментах, показанных на рис. 65 [1761].

Зависимость угловой скорости движения мухи (y) от скорости движения цилиндра (z) при замкнутой (*II*) и разомкнутой (*I*) петле обратной связи.

Для того чтобы показать, что оптомоторная реакция участвует в контроле направления при нормальной локомоции у клопа *Oncopeltus*, Уилсон и Хой [2619] также применили метод размыкания петли обратной связи. Оптомоторную обратную связь прерывали двумя способами: во-первых, заменой обычного освещения инфракрасным (при этом оказалось, что насекомые начинают бегать по кругу) и, во-вторых, помещая клопа при обычном освещении на так называемый «сферический Y-образный лабиринт» (рис. 78), окруженный неподвижным полосатым цилиндром. Так как насекомое было неподвижно фиксировано, то в этом «беге по лабиринту» зрительная обратная связь не давала информации о повороте. Оказалось, что

почти все насекомые в течение длительных периодов выбирают при поворотах одно и то же направление. Эти и еще некоторые данные заставляют предположить, что имеется определенная тенденция к «отклонению», или «ошибке», при нормальной локомоции. Эта тенденция центрального происхождения, и в нормальных условиях отклонение компенсируется с помощью оптомоторной реакции.

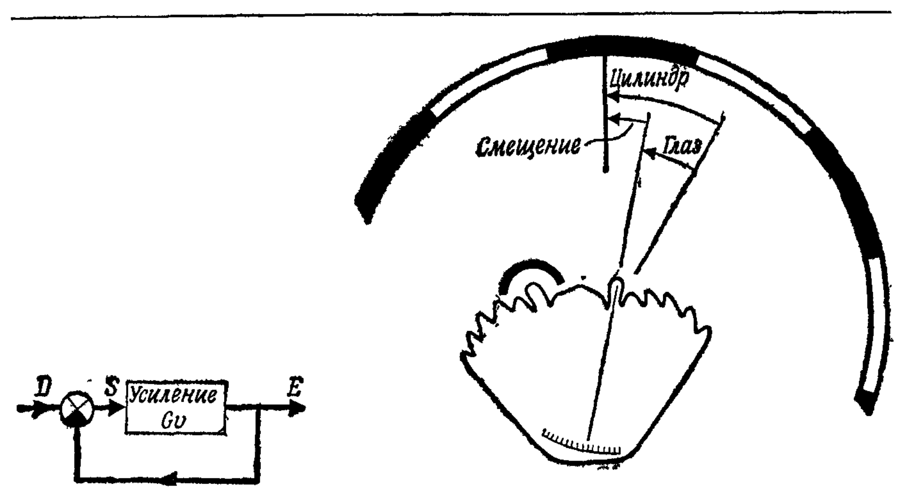


Рис. 67. Оптомоторная реакция краба [1149].

Панцирь краба жестко закреплен левый глаз закрашен или удален. Этот глаз поворачивается в направлении вращения цилиндра, но разность в скоростях никогда не бывает равна 0. *D* — скорость движения цилиндра; *S* — смещение; *E* — скорость движения глаза.

Другим примером может служить оптомоторная реакция краба *Carcinus* [1149, 1156]. Когда краба помещали в специальный аппарат для изучения оптомоторной реакции, у него наблюдалось стремление повернуться в направлении вращения. Если панцирь краба неподвижно фиксировать, то легко измерить движения его стебельчатых глаз. Реакция отмечается в широком диапазоне скоростей вращения (от 0,001 град/с до 10 град/с), но глаза всегда слегка отстают по времени от стимула. В этом случае эффективным раздражителем («скорость смещения» *S*) служит различие между скоростью вращения цилиндра *(D)* и скоростью движения глаза *(E)*, и схема управления может быть представлена в виде системы с обратной связью (рис. 67). Поскольку скорость смещения мала по сравнению со скоростью движения глаза, система должна содержать какое-то усилительное устройство.

Обратная связь возникает в результате движения глаз, так что петля обратной связи может быть разомкнута, только если предотвратить это движение; но если это сделать, то нельзя измерить реакцию глаза. К счастью, оказалось, что если один глаз экранировать

от стимуляции или ослепить, то он будет приводиться в движение при раздражении другого глаза. Таким образом, обратную связь можно разомкнуть, если фиксировать один глаз и ослепить другой. Выход системы можно оценить, измеряя движения ослепленного глаза (рис. 68). При этих условиях скорость смещения и скорость стимула должны быть равны. Отношение между скоростью движения цилиндра и скоростью движения глаза при разомкнутой и замкнутой обратной связи показано на рис. 69. Видно, что при разомкнутой петле скорость движения глаза может значительно превышать скорость движения цилиндра, но при замкнутой глаз неотрывно следит за движением цилиндра в широком диапазоне скоростей.

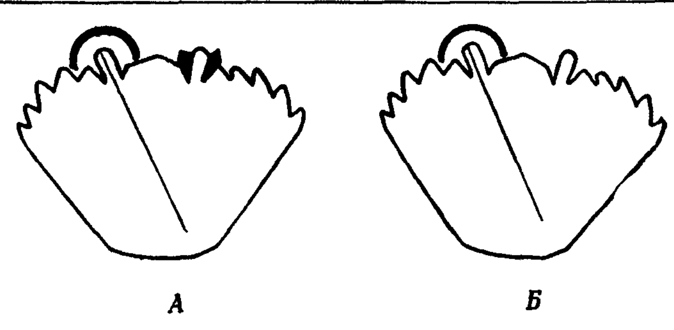


Рис. 68. Системы с разомкнутой *(А)* и замкнутой *(Б)* петлей обратной связи для изучения оптомоторной реакции краба [1149].

В обоих случаях зрительная стимуляция правого глаза вызывает движение закрашенного левого глаза. Различие в постановке обоих опытов заключается в том, что в *А* видящий глаз скреплен с панцирем, а в *Б* — свободно движется.

Коэффициент усиления (Gv) должен быть равен E/S, или $E(D-E)$. Когда петля разомкнута, $S=D$ и $Gv=E/D$. Таким образом, усиление может быть вычислено из наблюдаемых величин E и D. Некоторые данные представлены на рис. 69; очевидно, что величина усиления Gv меняется в зависимости от скорости движения цилиндра. Многочисленные факторы (например, физиологическое состояние, другие внешние раздражители), влияющие на коэффициент усиления, в этом исследовании не учитывались, поэтому ясно, что большой разброс результатов при некоторых скоростях движения цилиндра (заштрихованный участок на рис. 69, *Б*) не может изменить вывода о высокой точности следования за раздражителем при замкнутой петле обратной связи. Как вытекает из соотношения, приводимого выше,

$$Gv=\frac{E}{D-E}, \quad \text{или} \quad E=D\frac{Gv}{1+Gv}.$$

Таким образом, когда коэффициент усиления изменяется от 5 до 25, скорость движения глаза колеблется всего лишь между $^5/_6$ и

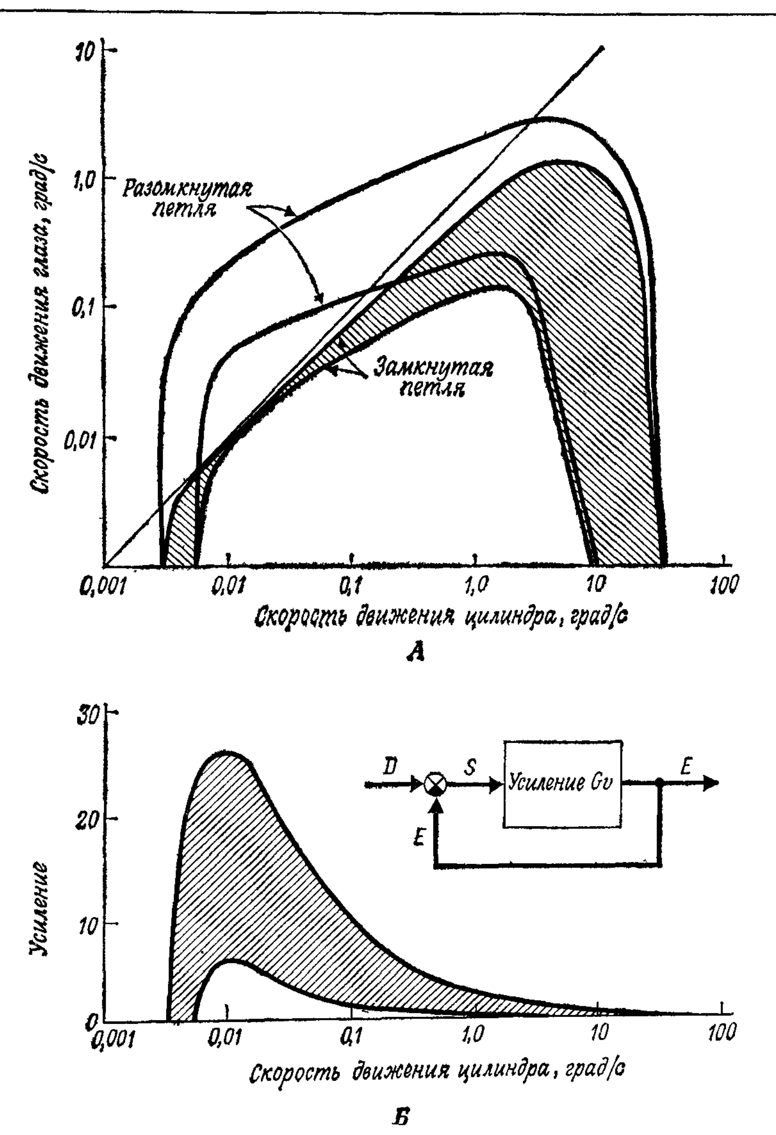


Рис. 69. Оптомоторная реакция краба [1149].

А. Зависимость скорости движения глаза от скорости цилиндра при разомкнутой (рис. 68,*А*) и замкнутой (рис. 68,*Б*) петлях обратной связи. В каждом случае верхняя и нижняя кривые показывают приблизительные границы вариаций. Прямая линия соединяет точки, в которых скорость движения глаза равна скорости движения цилиндра. *Б*. Разброс значений величины усиления для тех же, что и в предыдущем случае, скоростей цилиндра. Обратите внимание на то, что в том диапазоне скоростей барабана, в котором вариации в скоростях движения глаза малы, вариации величины усиления высоки. *D* — скорость движения цилиндра; *S* — смещение; *E* — скорость движения глаза.

$^{25}/_{26}$ скорости движения цилиндра. Этот анализ, основанный на постулировании систем обратной связи, дает представление о способе, которым может осуществляться довольно точное слежение, даже если нервные элементы, контролирующие процессы, действуют до некоторой степени неточно и неоднозначно [1149].

Имеются некоторые дополнительные данные, касающиеся системы, показанной на рис. 67—69. Краба, как и прежде, помещали в центр неподвижного цилиндра с полосами. Через некоторое время свет выключали и цилиндр поворачивали. После остановки цилиндра в новом положении свет включали снова. Краб двигал глазами в направлении (хотя и не до крайней точки) положения наилучшей корреляции между старым и новым положениями цилиндра. Глаза поворачивались на меньший угол, чем цилиндр, причем этот угол был тем меньше, а поворачивались они тем медленнее, чем длиннее был период темноты. Углы около 0,1° запоминались на несколько секунд, а углы в несколько градусов — на 10—30 мин. В принципе движение может возникнуть либо в результате сравнения старого и нового положений цилиндра, либо как реакция на кажущееся движение. Видимо, последнее предположение в большей степени соответствует истине, поскольку в данном случае механизм подобен механизму оптомоторной реакции; несовпадение между старым и новым положениями полос превращается в кажущуюся скорость, которая действует соответствующим образом. Поскольку движущийся глаз скользит по неподвижным в этот момент полосам, действует зрительная обратная связь. Если петля размыкалась, как прежде, путем фиксации смотрящего глаза и закрашивания движущегося, то движение глаза могло быть больше, чем движение цилиндра. Сравнение случаев с замкнутой и разомкнутой обратной связью показывает, что эта петля отрицательной обратной связи не включает ни заметного усиления, ни ослабления (т. е. коэффициент усиления примерно равен 1), как это и должно быть при простом восприятии движения. Эта система изображена на рис. 70 [1149].

Итак, на примере оптомоторной реакции мы показали, каким образом можно применить понятия теории систем управления для анализа реакций ориентации. Большинство реакций тропотаксиса можно рассматривать как системы с отрицательной обратной связью. Животное поворачивается до тех пор, пока отклонение соответствующей оси тела от направления раздражения не станет равным 0° (или 180°),— поворот продолжается до тех пор, пока существует ошибка.

Многие движения ориентации зависят от взаимодействия между двумя или несколькими сенсорными системами, и здесь опять-таки может оказаться полезным анализ на языке теории систем управления. Фон Хольст [1116, 1117] исследовал взаимодействие ориентации по силе тяжести и по дорсальной световой реакции у некоторых рыб при установке нормального положения тела при плавании. В эксперименте можно было оперировать внешними стимулами для обоих

этих механизмов независимо друг от друга, изменяя направление света относительно вертикали и изменяя силу тяжести с помощью центрифуги. В каждом случае можно было оценить результирующую ориентацию рыбы по отношению к направлению силы тяжести, и фон Хольст показал, что реакцию поворота можно описать следующим выражением:

$$r = L \sin\beta + F \sin\alpha,$$

где L — интенсивность света; β — угол между направлением на источник света и вертикалью; α — угол между дорсо-вентральной осью и вертикалью; F — константа.

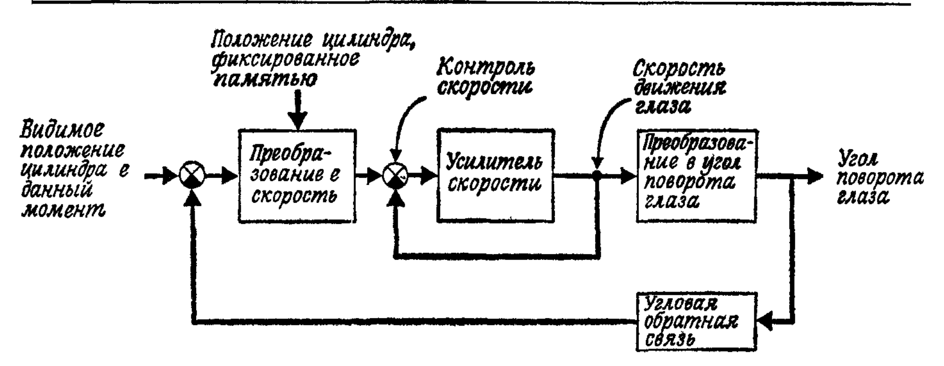


Рис. 70. Гипотетическая система, которая могла бы управлять движением глаза в описанном эксперименте с «оптокинетической памятью» [1149].

В этом анализе принято допущение, что рыба всегда стремится сохранить перпендикулярное положение по отношению к направлению света и направлению силы тяжести. Возможности анализа такого рода еще более очевидны в тех случаях, когда меняется золльверт. Хотя объяснение тропотаксиса на основании сбалансированной стимуляции и различия в «чувствительности» различных участков органов чувств было достаточно удобным, пока животных изучали в стереотипных и простых ситуациях, однако на практике возникают значительные трудности, поскольку знак реакции тропотаксиса может меняться. Например, муха цеце (*Glossina*) проявляет положительный фототаксис при низких температурах и отрицательный при высоких; некоторые гусеницы бражников первое время после выхода из яйца держатся дорсальной стороной вверх, но позже изменяют положение тела в соответствии с изменением покровительственной окраски [2077]. Должны ли мы в таких случаях говорить о совершенно различных механизмах с противоположно направленными градиентами чувствительности (см. стр. 170—171)? Трудности возрастают при анализе менотаксиса, когда животное может

ориентироваться не в одном-двух возможных направлениях, а почти под любым углом к направлению стимуляции. Муравей в поисках корма может отправляться в самые разные стороны, и в каждом случае его движение будет направлено под разными углами по отношению к солнцу. Многие членистоногие при выборе направления делают поправку на суточные изменения азимута солнца: они придерживаются постоянного компасного направления, несмотря на перемещение солнца, по которому они ориентируются (см., например, [747]). В таких случаях можно было бы предположить, что имеется множество механизмов, каждый из которых отвечает за одну ориентацию. С этой точки зрения каждая возможная реакция менотаксиса на зрительный раздражитель должна зависеть от его

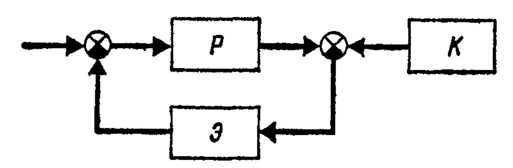


Рис. 71. **Общая схема системы управления с переменным зольльвертом.**

К — подсистема, подающая команды в соответствии с зольльвертом Таким образом, сигнал, поступающий в эффектор (*Э*), зависит от разницы между выходными сигналами рецептора (*Р*) и подсистемы (*К*)

восприятия в каком-то специфическом участке глаза, так что каждый возможный участок должен быть центром своей собственной системы рефлексов, которые вносили бы поправку на любое смещение раздражителя из этой области, причем в каждый данный момент должна действовать лишь одна из этих систем. Однако для измерения отклонения раздражителя от столь многочисленных возможных точек отсчета потребовался бы невероятно сложный механизм; никакого удовлетворительного объяснения того, каким образом все это могло бы происходить, пока еще нет.

Пожалуй, проще было бы предположить, что измеряются отклонения источника раздражения от анатомически фиксированной координаты, такой, например, как медиальная плоскость головы. Результаты измерения могут поступать в систему, где будут сравниваться с некоторой контрольной величиной (т. е. зольльвертом), определяемой централъно. В этом случае могла бы действовать система управления типа той, что изображена на рис. 71. В основных чертах она сходна с системой, которую мы рассмотрели в гл. 5 в связи с реакциями на относительное движение (см. разд. 5.3). В обоих случаях движение зависит от сравнения между входом и зольльвертом, причем их величины могут меняться независимым образом.

Например, если у родственных видов положение тела заметно различается, то это различие может быть обусловлено введением петли обратной связи. Некоторые костистые рыбы при плавании

держатся так, что голова у них поднята выше хвоста; таким образом, продольная ось почти всегда наклонена к горизонтали. Исследование перепончатого лабиринта у таких рыб и наблюдение за их поведением в центрифуге показывает, что механизмы, обеспечивающие это положение тела, различаются у разных видов. У *Thayeria obliqua*, когда рыба находится в нормальном наклонном положении, отолиты ориентированы горизонтально. Таким образом, можно считать, что наклонное положение тела обусловлено особой ориентацией отолитов. Центрифугирование не может повлиять на вход от рецепторов направления силы тяжести. И действительно, рыба сохраняет неизменным положение тела при возрастании силы тяжести до 2,2 *g*. У *Poecilobrycon eques* степень наклона к горизонтали изменяется с возрастом. Их отолиты ориентированы параллельно продольной оси тела, т. е. в нормальном положении они направлены под углом к горизонтали. В центрифуге при увеличении перегрузок эти рыбы принимают более горизонтальное положение. Изменение веса отолита вызывает изменение силы сигнала от рецептора и, тем самым, изменение положения тела. Следовательно, у этого вида наклонное положение тела есть следствие изменения в «гравитационной системе» обратной связи, подобно тому как реакция светового компаса есть следствие изменения ориентации муравья [318].

Аналогично, когда направление ориентации с помощью менотаксиса различно у разных особей или групп особей одного вида, эти различия также проще представить как следствие изменений в установке управляющей системы, чем изменений природы самого механизма. Например, представители различных популяций полусухопутных бокоплавов *Talitrus* стремятся двигаться под прямым углом к своему родному берегу. Поскольку предпочитаемое направление не зависит от индивидуального опыта, эти популяционные различия, по-видимому, детерминированы генетически [1894]. Напротив, у крабов — представителей рода *Goniopsis* — такие различия вырабатываются индивидуально [2154].

Выделение таких категорий, как тропотаксис, телотаксис и менотаксис, перестает быть полезным, когда мы начинаем исследовать их в терминах теории систем управления. Это очевидно хотя бы из анализа менотаксиса у муравья *Formica rufa*, проведенного Джендером (см. стр. 173). Ориентация в направлении источника стимуляции или от него — это лишь частный случай ориентации под углом к источнику стимуляции. Если угол ориентации изменяется, как в тех случаях, когда животное, ориентирующееся по солнцу, делает поправку на движение солнца по азимуту и таким образом выдерживает постоянный компасный курс (см., например, [264, 747, 1250]), то вероятнее всего, что это изменение следует приписать соответствующему изменению в установке, а не последовательному включению новых механизмов менотаксиса. Для того чтобы такие движения ориентации были эффективными, влияние внешнего стимула на изменение направления должно быть относительно неза-

висимым от его интенсивности; однако это требование расходится с тем, что мы наблюдаем, например, при дорсальной световой реакции (см. разд. 7.2; [1251]).

Особый интерес представляют случаи, в которых может происходить переключение от ориентации с помощью одной сенсорной модальности к ориентации с помощью другой. Например, если муравей (*Myrmica* sp.) или жук (*Geotrupes* sp.) сначала движется по горизонтальной плоскости и ориентируется по свету, а затем движется по вертикальной плоскости и ориентируется по направлению

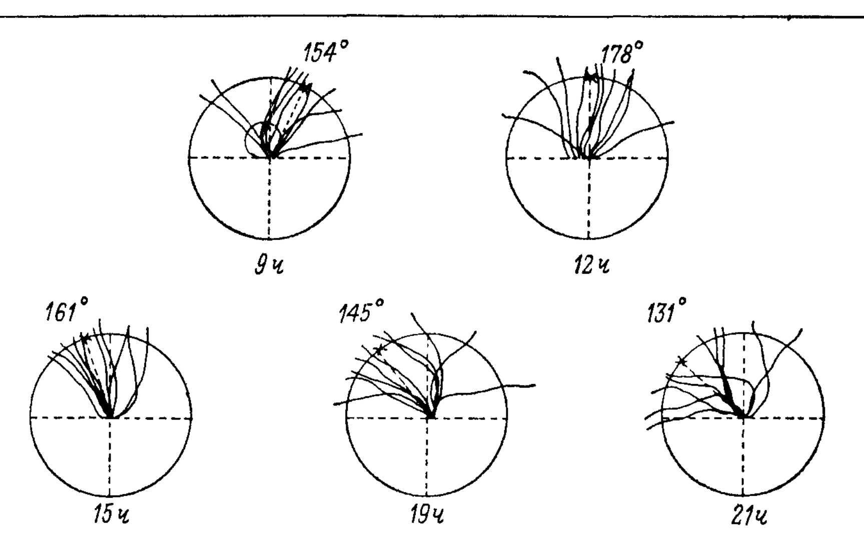


Рис. 72. Ориентация *Velia currens* на вертикальной поверхности в разное время дня [267].

Крестик указывает «среднее» направление.

силы тяжести, то ориентация во втором случае будет определенным образом связана с ориентацией в предыдущей ситуации. Это свидетельствует о том, что здесь действует общий механизм «установки» направления относительно раздражителей обеих модальностей, контролирующих эти реакции [264, 266, 2473, 2474].

Клоп *Velia currens* ориентируется всегда на юг, по солнцу. Он учитывает передвижение солнца, и когда он ориентируется по искусственному источнику света в лаборатории, угол между осью его тела и направлением стимула изменяется в течение дня. Насекомое направляется влево от источника света утром, прямо на него в середине дня и вправо во второй половине дня. При ориентации по направлению силы тяжести на вертикальной поверхности наблюдаются аналогичные суточные изменения — насекомое ползет вверх и вправо утром, вверх и влево во второй половине дня (рис. 72).

Сходство между периодическими изменениями в ориентации по свету и по направлению силы тяжести, которые протекают параллельно суточным изменениям активности, наводит на мысль, что все эти три процесса имеют единый основной ритм, который сам определяется естественной сменой дня и ночи [267]. В таких случаях гипотеза о существовании центральной системы управления оказывается более рациональной, чем гипотеза о существовании специальных механизмов, контролирующих каждый «свою» реакцию менотаксиса (см. также [264, 707]). Точно так же у *Geotrupes sylvaticus* имеются и суточный ритм активности, и ритм ориентации по солнцу; по-видимому, механизм менотаксиса связан с механизмом, обеспечивающим периодичность активности [776].

Способности к ориентации, подобные тем, о которых мы сейчас говорили, позволяют медоносной пчеле передавать сообщения о местонахождении источника пищи. Если сборщица обнаруживает кормушку в пределах 45 м от улья, то, возвратившись, она исполняет на сотах «круговой танец»: она быстро бегает, описывая круги, то и дело поворачиваясь и меняя направление. Окружающие танцовщицу пчелы вовлекаются в танец и семенят за ней, а через некоторое время это побуждает их к полету на поиски пищи в окрестностях улья. Успеху поисков способствует воспринятый от танцовщицы запах пищи.

Если кормушка расположена далее 45 м от улья, то нашедшая ее сборщица исполняет «виляющий» танец — она бежит, описывая полукруг, повторно пробегает по диаметру, описывает полукруг в другую сторону и т. д. На прямолинейном участке (диаметр) пробега танцовщица делает виляющие движения брюшком (рис. 73). В работе Фриша [748] было показано, что этот виляющий танец дает информацию как о направлении к источнику взятка, так и о расстоянии до кормушки. На расстояние указывает темп танца (чем дальше источник взятка, тем больше энергии затрачено на полет к нему и тем медленнее темп танца) и, возможно, сопровождающий его звук, характеристики которого также изменяются в зависимости от расстояния до источника взятка [2557]. Направление может указываться двумя способами. Если танец совершается на горизонтальной поверхности, то направление прямолинейного пробега в танце указывает прямо на кормушку; если же, как это бывает чаще, танец происходит на вертикальной поверхности сота, то угол между направлением прямолинейного пробега и вертикалью будет равен углу между направлениями на солнце и на источник взятка (рис. 74). Определить точность информации, передаваемой этим танцем, можно, помещая одинаковые кормушки на разных расстояниях или в разных направлениях от улья: число пчел, посетивших каждую кормушку в двух таких опытах, показано на рис. 75 [1].

[1] В последнее время появились некоторые сомнения в точности информации о направлении и расстоянии, передаваемой танцем (см. Джонсон [1273] и Веннер [2558]).

Эффективность виляющего танца не зависит от того, видно солнце или нет. Пчелы очень чувствительны к ультрафиолету, а кроме того, они могут ориентироваться по плоскости поляризации света, приходящего от участков чистого, не закрытого облаками неба. Если

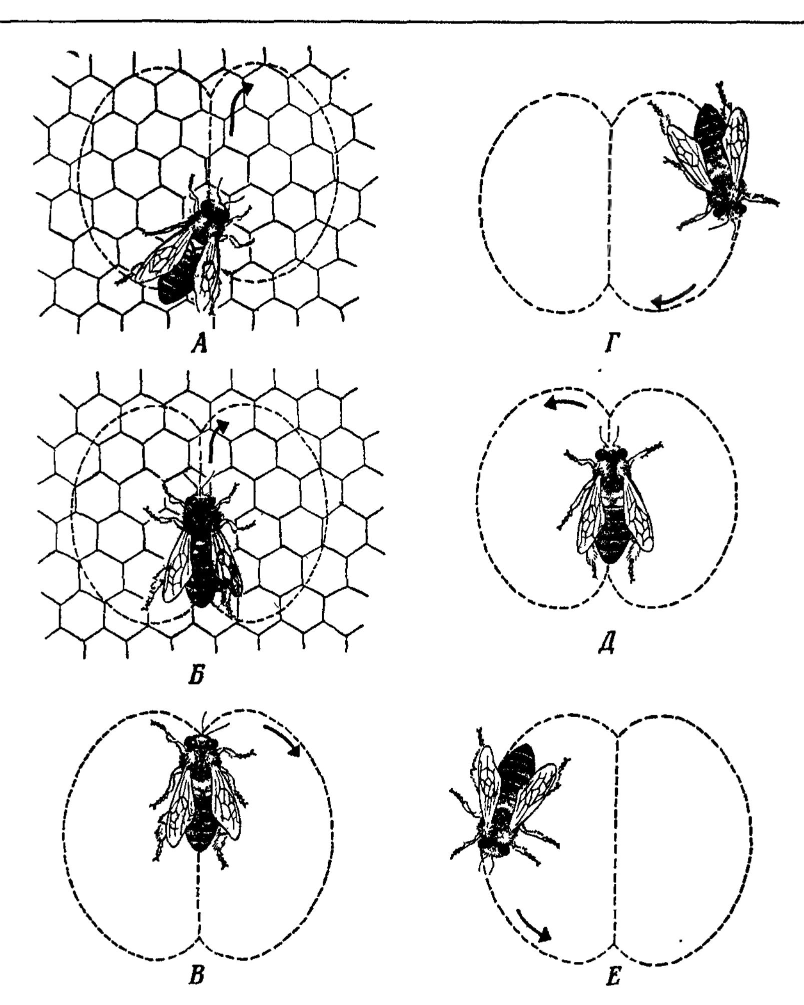


Рис. 73. Сообщение о расстоянии до кормушки и о направлении к ней у медоносных пчел (*А*—*Е*-стадии виляющего танца) [748].

сборщице пришлось обогнуть какое-то препятствие и лететь от улья к кормушке обходным путем, то в танце она все равно покажет направление от улья к кормушке по прямой. Поздние работы по этой проблеме рассмотрены Торпом [2375] и Линдауэром [1523]; Линда-

уэр показал, что сходный, но более длительный танец используется пчелами-разведчицами при перелете роя в новое место.

Описание механизма ориентации как управляющей системы, создающей приближение к «золльверту», помогает внести ясность в ряд других проблем. Как мы уже видели, когда ориентация контролируется билатерально симметричными органами, удаление одного из этих органов может нарушить равновесие. Так, при удалении одного лабиринта у рыб и лягушек появляется стремление повернуться

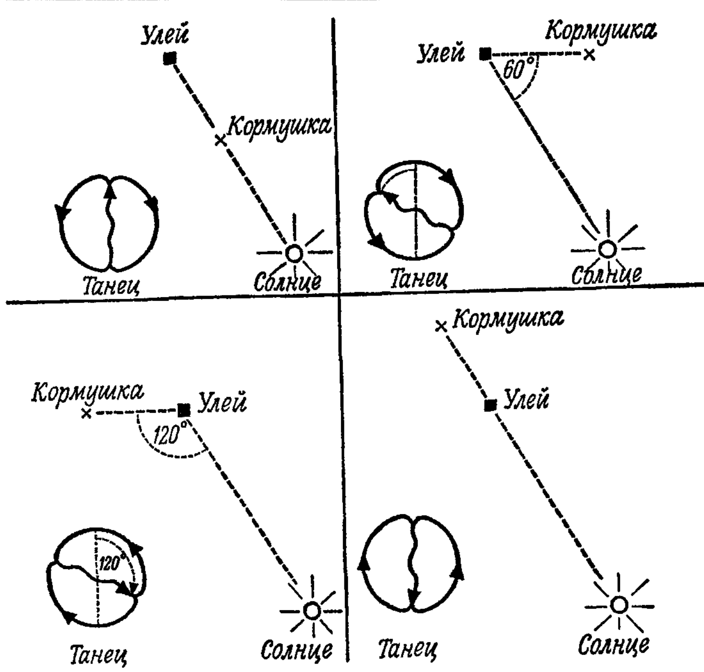


Рис. 74. Сообщение о расстоянии до кормушки и о направлении к ней у медоносных пчел [748].

Указания направления по солнцу при танце на вертикальной поверхности сота (схема рисунка танца на вертикальном соте показана в каждом случае внизу слева).

в направлении оперированной стороны [1378, 2148]. У некоторых беспозвоночных ослепление на один глаз вызывает стремление повернуться в направлении интактной стороны (например, у личинок *Acilius* и *Dytiscus*) [2151, 2152], что может вызвать вращение вокруг продольной оси тела. Односторонне ослепленная рыба плывет интактной стороной вниз [1121, 2149]. Однако во многих случаях такая асимметричная поза со временем исчезает — видимо, в этих случаях происходит «центральная компенсация» сенсорной асимметрии [1378, 2148]. Так, у травяной лягушки (*Rana temporaria*) нормальное

положение тела восстанавливается примерно через десять дней после ослепления на один глаз и приблизительно через три месяца после удаления одного лабиринта [1239]. Это восстановление связано с раздражением интактного органа; у односторонне ослепленных животных восстановление затягивается, если световая фаза суточного цикла становится короче получаса. Аналогично восстановление у рыб после удаления одного лабиринта можно ускорить воздействием более

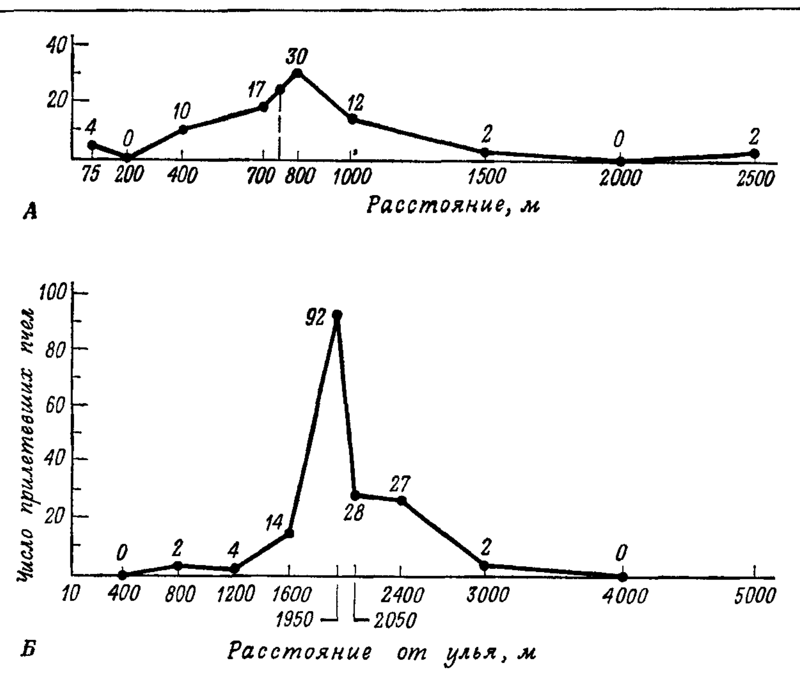


Рис. 75. Результаты двух опытов, показывающих точность сообщения медоносных пчел о расстоянии до кормушки [748].

Кормушка находится в 750 (*А*) и 2000 м (*Б*) от улья.

сильного гравитационного поля. Таким образом, информация, поступающая через интактный орган чувств, производит постепенную коррекцию центральных связей между входом и выходом (см. также [391]).

Подобная компенсация происходит и у беспозвоночных. После одностороннего удаления статоциста глазные стебельки у креветки *Palaemonetes* устанавливаются асимметрично, однако через некоторое время происходит компенсация, и они вновь принимают симметричное положение. Если теперь удалить другой статоцист, то глазные стебельки вновь станут асимметричными, на этот раз в противоположном направлении. Этот эффект также исчезает со временем.

Таким образом, центральная компенсация происходит и в тех случаях, когда вход стал асимметричным, и тогда, когда результаты центральной компенсации стали неадекватными из-за восстановления симметрии входа, хотя и на другом уровне [2151, 2152]. Такой механизм вообще совершенно необходим, поскольку свойства статоцистов изменяются после каждой линьки. Центральная нервная система делает поправку на разряды от статоцистов в соответствии с информацией, поступающей от других рецепторов.

Когда ориентирующие движения контролируются несколькими сенсорными входами, их относительное влияние может определяться неспецифическими сигналами, поступающими через рецепторы, не связанные с ориентацией [263], или зависеть от внутреннего состояния [316, 1116, 1117]. Так, в ситуации, когда геотаксис и дорсальный световой рефлекс, определяющий положение рыбы, направлены в разные стороны, вторая реакция обычно доминирует, когда рыба питается, а первая — когда рыба спокойно стоит в воде.

Влияние пищевого поведения на геотаксис в этом случае изучалось фон Хольстом и Миттельштедтом [1119]. Если пассивную рыбу перевернуть, то это повлияет на положение статоцистов в перепончатом лабиринте; в результате рыба сделает несколько движений, которые восстановят нормальное положение. Однако при нормальном пищевом поведении рыба часто переворачивается, и возникает вопрос, почему механизм поддержания позы допускает такие движения и не заставляет рыбу немедленно перевернуться. Можно было бы предположить, что рефлекс поддержания позы блокируется, если рыба сама начала движение. Однако такое объяснение было опровергнуто экспериментально. Рыбу вращали в центрифуге; при этом сила, действующая на статоцист, возрастала. Когда в этих условиях измерили «самоинициированные» движения, приводящие к переворачиванию, оказалось, что они стали слабее. Таким образом, при «произвольных» движениях реакция выравнивания не выключается, а непрерывно регулирует эти движения через афферентную обратную связь. Этот механизм сравним с теми, о которых мы уже говорили выше (см. разд. 5.3).

Еще один случай мотивационных изменений в ориентации был изучен Шёне [2153] у личинки жука-плавунца (*Dytiscus* sp.). У этих насекомых ориентация головы относительно источника света изменяется в зависимости от типа поведения (например, плавание вверх и плавание вниз). Для нескольких форм поведения определяли «контрольные положения» («золльверт») при освещении сверху, измеряя угол между падающим светом и дорсо-вентральной осью головы. Затем все, кроме одного или двух глазков, закрывали так, чтобы на личинку действовал свет под определенным углом. Усилия восстановить «золльверт» привели к непрерывному стремлению повернуться. Эту реакцию удалось измерить. Было установлено, что она изменяется как синусоидальная функция угла между падающим светом и осью головы. Все кривые для различных контрольных положений

имеют максимумы и минимумы при 90 и 270°, но различаются по амплитуде. Таким образом, изменение в контрольном положении, видимо, вызывается изменением тенденции к повороту вдоль ординаты.

Еще сложнее обстоит дело, когда органы чувств сами ориентированы под углом к телу. Один из таких случаев — реакция схватывания добычи у богомола. Хотя, как мы уже видели, здесь речь идет об общей реакции по типу разомкнутой системы (стр. 175), голова свободно движется относительно грудного отдела, и, следовательно, сигналов об отклонении жертвы от оптической оси недостаточно для регуляции направления броска относительно оси грудного отдела, к которому прикреплены хватательные конечности. Миттельштедт [1757, 1759] показал, что такая регуляция может быть достигнута с помощью одного из следующих механизмов.

1. Положение головы может оцениваться проприоцептивно и сочетаться с оптической информацией, так чтобы передние конечности выбрасывались в соответствующем направлении (рис. 76, *А*). Хотя между головой и грудным отделом действительно имеются проприоцепторы (в виде волосковидных чешуек), эта возможность маловероятна: если голову богомола повернуть на 10—20° и фиксировать ее относительно передней части грудного отдела, то животное делает бросок мимо добычи, промахиваясь в противоположную сторону. Таким образом, оно делает ошибку, как будто не замечая отклонения головы.

2. Сигнал — копия входного сигнала системы, контролирующей ориентацию головы, может суммироваться с оптическим выходом (рис. 76, *Б*).

3. Оптический выход имеет отрицательную обратную связь с системой, контролирующей ориентацию головы, в результате чего голова поворачивается к добыче. Окончательное равновесное положение, достигнутое с помощью этой зрительной обратной связи, и будет определять направление броска (рис. 76, *В*).

Поскольку богомол перед броском действительно фиксирует взглядом жертву, последняя гипотеза, видимо, наиболее вероятна. Однако этим проблема не исчерпывается, так как известно, что односторонняя деафферентация шейных проприоцепторов приводит к ошибке: броски направлены в противоположную сторону. Таким образом, проприоцепторы также играют здесь определенную роль. У таких деафферентированных насекомых наблюдается постоянное отклонение головы, что, по-видимому, и приводит к контралатеральной ошибке. Поэтому создается впечатление, что проприоцепторы и шейные мышцы образуют дополнительную петлю обратной связи внутри зрительной петли (рис. 77).

Согласно этой модели выбрасывание конечностей включает следующие стадии:

1. Богомол распознает добычу.

2. С помощью зрительной обратной связи голова поворачивается к добыче: сокращение шейных мышц регулируется в соответствии

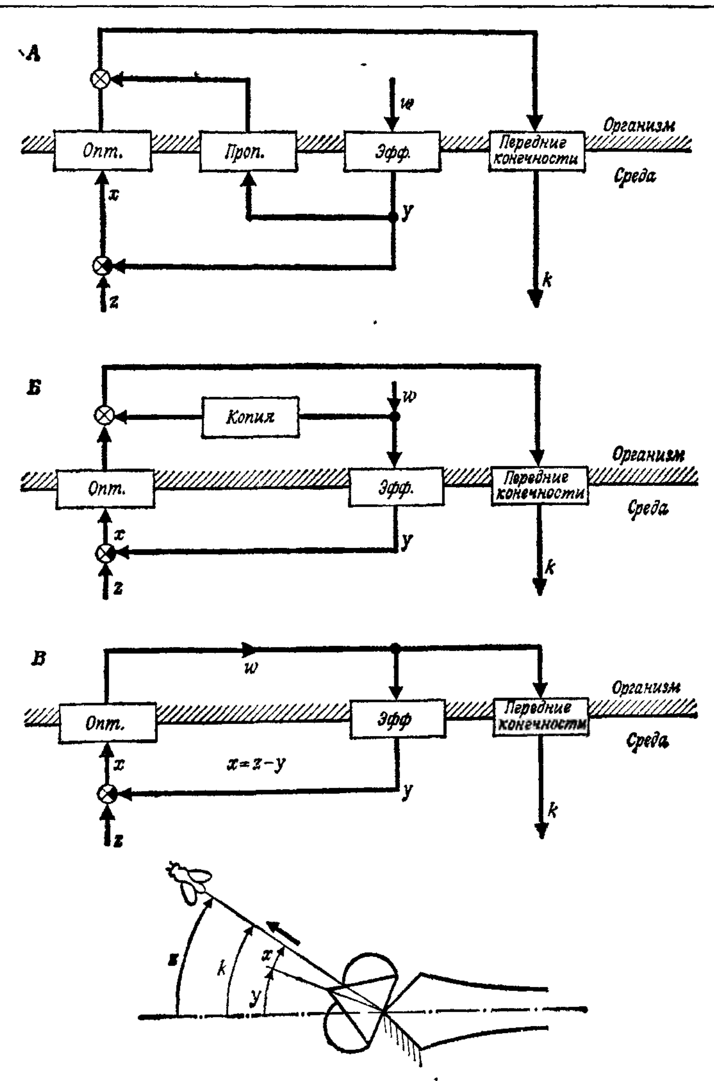


Рис. 76. **Определение местоположения жертвы (три основных способа решения этой задачи) [1759].**

А — система с проприоцептивной корректирующей связью, *Б* — система с корректирующей связью, использующая копии входного сигнала подсистемы, регулирующей положение головы; *В* — система с петлей обратной связи и ответвлением, Опт — подсистема, выдающая информацию относительно отклонения (x) жертвы от оптической оси глаза, Проп — подсистема, дающая информацию об отклонении (y) головы от оси тела, *Эфф.*— подсистема, регулирующая отклонение (y) головы в соответствии с входным сигналом w («приказ»), «Копия» — подсистема, передающая копию «приказа» (w) на выход оптической подсистемы, «Передние конечности» — подсистема, регулирующая отклонение (k) броска от оси тела; z — отклонение жертвы от оси тела.

с информацией, доставляемой зрительной обратной связью. Движение прекращается, когда этот «приказ» уравновешен сигналами от проприоцепторов, указывающих положение головы.

3. Тот же зрительный выход используется для определения отклонения передних ног от оси тела.

Сходные в основных чертах механизмы, видимо, широко распространены у насекомых. Волконский [2470] описал, например, как саранча поворачивается боком к источнику излучения. При наличии искусственного источника излучения саранча сначала рывками

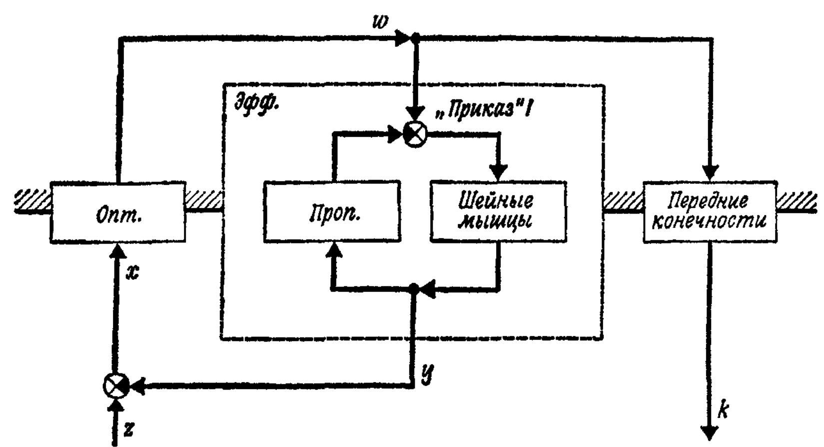


Рис. 77. Система определения местоположения жертвы у богомола [1759].

Система управления Эфф. (см. рис. 76, *B*) представляет собой систему с петлей обратной связи, которая поворачивает голову в положение, определяемое приказом (*w*). Обозначения букв те же, что и на рис. 76.

поворачивает голову, по-видимому стимулируя тем самым шейные проприоцепторы. После этого изменяется ориентация тела, пока она не совпадет с направлением головы. Таким образом, связь эффекторов головы, шеи и тела в данном случае может быть такой же, как у богомолов.

Подобный подход, в основном качественный, к анализу ориентационных движений содержит, по-видимому, значительное упрощение. Наиболее детальный количественный анализ этого процесса проведен Миттельштедтом (см., например, [1760, 1761]). Он полагает, что как установление направления (т. е. требуемого угла между направлением стимула и направлением головы насекомого, ω), так и отклонение направления к стимулу от действительного положения головы животного (β) имеет синусоидальные и косинусоидальные компоненты. Реакция поворачивания головы зависит от этих компонентов следующим образом:

$$r = K_1 \sin\omega \cos\beta + K_2 \cos\omega \sin\beta,$$

где K_1 и K_2 — константы.

Дополнительного обсуждения требует еще один вопрос, связанный с такими ориентационными механизмами. Рассматривая реакции фототаксиса, мы предполагали, что раздражитель является простым, и не останавливались на способах, которыми может анализироваться зрительное поле. Эта проблема была исследована для случая оптомоторной реакции типа той, о которой мы уже говорили. Обычно эксперимент ставится следующим образом. Животное находится в центре

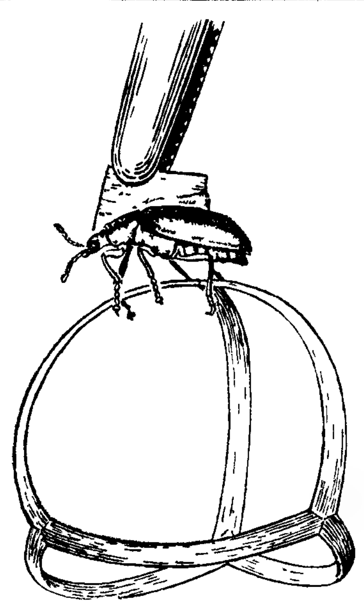


Рис. 78. Y-образный сферический лабиринт, применявшийся для изучения ориентации жука *Chlorophanus* [*957*].

вращающегося цилиндра, на который нанесены вертикальные полосы. Сетчатка животного подвергается стимуляции, имеющей определенный пространственный и временной рисунок, и возникает вопрос, как животное производит анализ, с тем чтобы найти параметры, которые могут быть введены в систему управления. Хассенштейн [957, 959] попытался решить эту проблему в опытах на жуках *Chlorophanus*. Тенденцию насекомого изменять направление движения измеряли при помощи чувствительного метода с применением Y-образного сферического лабиринта. Лабиринт состоял из шести соломинок, соединенных Y-образно в четырех точках (рис. 78). Жука подвешивали, и лабиринт он держал в лапках. Когда жук перебирал лапками, сам он оставался неподвижным, а сфера под ним вращалась. Когда он «добирался» таким образом до любого Y-образного перекрестка, он должен был выбрать либо левую соломинку, либо правую. Отноше-

ние числа поворотов налево к числу поворотов направо является точной мерой оптомоторной тенденции к повороту. Хассенштейн использовал этот способ в сочетании с еще одним методом вызывания реакций. Насекомое помещали в неподвижный цилиндр с вертикальными щелями. Этот цилиндр стоял в центре другого, также неподвижного цилиндра с полосатыми стенками. Между этими двумя цилиндрами был третий, вращающийся цилиндр с широкими вертикальными прорезями (рис. 79). Поворот приводил к изменению освещенности вертикальных щелей, причем последовательность, ширина и яркость

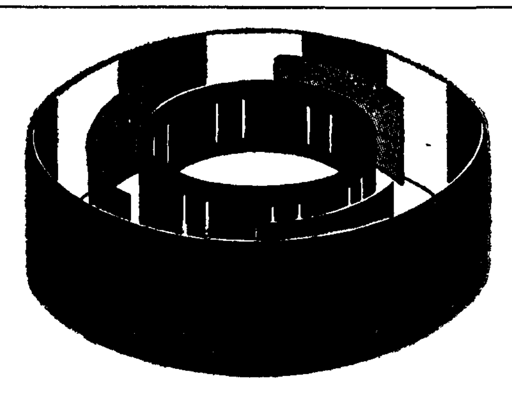


Рис. 79. «Арена», применявшаяся для изучения ориентации *Chlorophanus* [959] (пояснения см. в тексте).

освещенных участков изменялись в зависимости от расположения щелей и полос. В этих условиях у насекомого возникала оптомоторная реакция, которая и изучалась.

Хассенштейну удалось показать, что физиологический элемент глаза состоит из пары омматидиев. Основное условие появления оптомоторной реакции — последовательное раздражение двух смежных омматидиев. Реакции на более сложные ситуации строятся из ответов этих основных элементов. Каждый омматидий может действовать совместно только с непосредственным соседом или с соседом «через одного»; никакого взаимодействия между омматидиями, разделенными более чем одним нестимулированным омматидием, не возникает. Оптомоторная реакция максимальна, когда раздражения следуют друг за другом с интервалом $^1/_4$ с, хотя слабый ответ появляется даже тогда, когда интервал достигает 10 с. Если используется более двух раздражителей, то животное оценивает все комбинации, и реакция усиливается; так, при предъявлении трех раздражителей ответ будет обусловлен всеми тремя возможными парными сочетаниями.

Изменяя последовательность раздражителей, Хассенштейн показал, что тенденция к повороту, возникающая в результате дви-

жения раздражителей, зависит от пяти параметров: времени между последовательно предъявляемыми раздражениями, расстояния между ними, характера серий, величины и знака отдельных раздражений. Механизмы, лежащие в основе интересующего нас явления, можно представить в виде блок-схемы управления, изображенной на рис. 80; эта модель показывает простейшие возможные взаимосвязи, объясняющие результаты экспериментов.

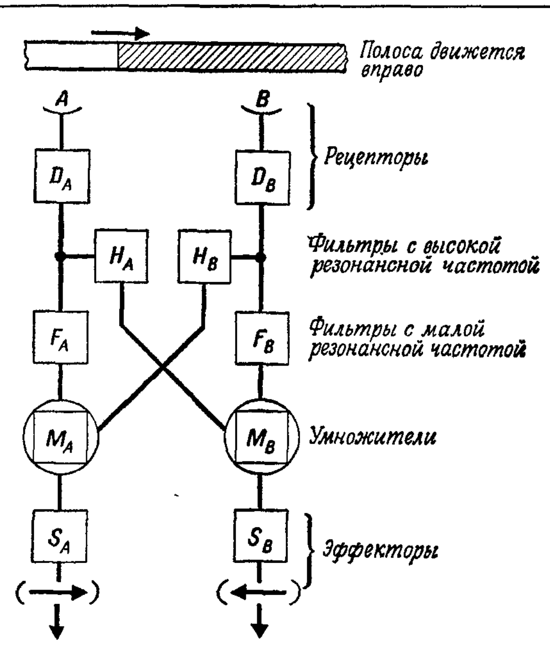


Рис. 80. Схема, иллюстрирующая принцип оптомоторной реакции у *Chlorophanus* [959] (пояснения см. в тексте).

Допустим, контур раздражителя проходит через рецепторные элементы A и B за время Δt (в ситуации, более близкой к естественной, это время будет зависеть от соотношения между движением раздражителя и движением животного). В элементах A и B возникают короткие сигналы. К умножителям M_A и M_B эти сигналы могут пройти двумя путями — через фильтры H_A и H_B и через фильтры F_A и F_B, имеющие соответственно малое и большое время резонанса. Если контур движется медленно и Δt больше времени реакции в элементах F (скажем, больше 10 с), то всегда на одном из входов каждого умножителя будет нуль и, следовательно, на выходе также не будет сигнала. Однако если Δt меньше времени, необходимого для затухания сигнала в медленно реагирующих элементах, то на M_A в какой-то момент будут одновременно поступать сигналы с двух фильт-

ров. Это, конечно, происходит только из-за большего времени резонанса элементов F; сигнал, идущий из F_A, является последействием этого элемента. Только когда сигналы одновременно поступают на оба входа M_A, на выходе M_A появляется сигнал, идущий к S_A и вызывающий движение в направлении $A—B$.

Поскольку фильтры H имеют короткое время резонанса, M_B не получает сигналов одновременно с обоих входов и, следовательно, не возникает сигнала на выходе. И наоборот, если движение идет от B к A, то возникает сигнал на выходе M_B, а не M_A. Ясно, что чем быстрее движется контур (т. е. чем меньше Δt), тем меньше затухает сигнал на элементе F_A до момента поступления сигнала из элемента B и, таким образом, тем больше будет сигнал на выходе умножителя.

Мы рассмотрели работу схемы только для случая прохождения через глаз простого контура, но она объясняет и количественную разницу в реакциях насекомого на группу контуров и на другие сложные рисунки [957, 958, 1983].

Торсон [2380] указал, однако, что это не единственная модель, объясняющая такие данные. Пользуясь очень точным методом оценки оптомоторной реакции, а именно измерением вращающего момента шейного отдела у саранчи, он показал, что модель Хассенштейна — Рейхардта адекватна только при большом усилении и фазической связи между раздражителем и реакцией. Рассмотрев современные электрофизиологические данные, Торсон обнаружил, что в большинстве случаев их можно также объяснить тормозными взаимодействиями между рецепторными каналами, а наиболее тонкие детали легче объяснить адаптацией, зависящей от интенсивности, а не с точки зрения описанной выше модели.

Экспериментальная методика для выявления оптомоторной реакции (или точнее, оптокинетической памяти), описанная в разд. 7.3, была также использована Хорриджем [1150, 1151] для изучения относительного значения черных и белых участков и их краев в качестве раздражителей. Если животное реагирует на полосы, то сдвиг в любом направлении на половину ширины полосы может вызвать движение как в этом же, так и в обратном направлении. Именно так реагирует саранча. Если животное реагирует на края независимо от того, с какой стороны от него лежит черный (или белый) участок, то смещение полосы в одном направлении на $^3/_8$ периода может быть интерпретировано как движение на $^1/_8$ периода в противоположном. Реакцию у крабов частично можно объяснить действием такого механизма. Реакция на края может быть усилена легкой осцилляцией полос, а также, по-видимому, естественными движениями глаза и тела.

7.4. МИГРАЦИЯ ПТИЦ И ЧУВСТВО ДОМА

Пожалуй, наиболее интенсивно изучаемые и в то же время наиболее загадочные случаи ориентации животных — это дальние перелеты птиц при миграциях, длительных полетах в поисках корма и возвра-

щении в родные места. В связи с ориентацией птиц возникают несколько иные проблемы по сравнению с теми, которые обсуждались выше. Отчасти это объясняется тем, что пока не известна природа раздражителей, отчасти же дело здесь в том, что для такой ориентации нужно нечто большее, нежели просто способность придерживаться данного направления. Современные работы по этому вопросу рассмотрены в обзорах Крамера [1398, 1400], Адлера [4], Линдауэра [1524], Шмидт-Кёнига [2130], Мэттьюса [1680] и других. Здесь мы можем лишь кратко остановиться на этой проблеме.

У некоторых видов птиц молодые особи улетают на зимовку раньше взрослых. Следовательно, они должны обладать способностью лететь в постоянном направлении. Наличие этой способности было продемонстрировано, например, в опытах Шюца [2163]. Белых аистов (*Ciconia ciconia*), отловленных на побережье Балтийского моря, вырастили в неволе и выпустили в ФРГ уже после того, как миграции местной популяции завершились. Повторные отловы показали, что молодые птицы в основном выбирали юго — юго-восточное направление, как это свойственно аистам исходной популяции, но не аистам из популяций ФРГ.

О характере сенсорной информации, используемой при такой ориентации, говорят наблюдения в условиях вольеры. В сезоны перелетов у птиц появляется так называемое «перелетное беспокойство» («Zugunruhe»), когда они стремятся передвигаться в том направлении, в котором совершали бы перелет на свободе. В этих условиях у скворцов ориентация сохраняется лишь до тех пор, пока они могут видеть небо и пока не закрыто солнце. Если видимое положение солнца изменять с помощью зеркал, то соответственно изменится ориентация птиц (рис. 81).

Однако положение солнца изменяется в течение дня, тогда как направление перелета остается прежним. Следовательно, птицы должны учитывать движение солнца и вносить соответствующую поправку в направление собственного движения, т. е. у них должен работать какой-то внутренний «хронометр». Это предположение было подтверждено экспериментально [1097, 2130]. Определение времени зависит от естественного цикла смены дня и ночи. Оно нарушается, если создать искусственный цикл, сдвинутый по отношению к естественному. Этой же цели можно достигнуть, перемещая птиц по определенной широте; при этом используется эффект «местного времени». Легче всего это сделать у полюса, где меридианы сходятся. У пингвинов Адели (*Pygoscelis adeliae*), которых переместили на 120° по широте, при миграции отмечалось отклонение в ожидаемую сторону от обычного направления к северу [1909].

Точный механизм ориентации по солнцу пока не известен. Если птицы просто ориентируются по азимуту, то они должны учитывать изменения скорости этого направления в течение дня. Было высказано альтернативное предположение, что птицы экстраполируют траекторию движения солнца до наивысшей точки, которая в

северном полушарии всегда будет служить указателем направления на юг и может служить фиксированной «точкой отсчета» [1680]. Однако было показано экспериментально, что скворцы могут ориентироваться, пользуясь одним только азимутальным направлением [1097].

Разумеется, ночные мигранты не могут ориентироваться по солнцу. Используя направленный характер перелетного беспокойства (см. выше), Заузр [2104] показал, что в сезон перелетов европейские

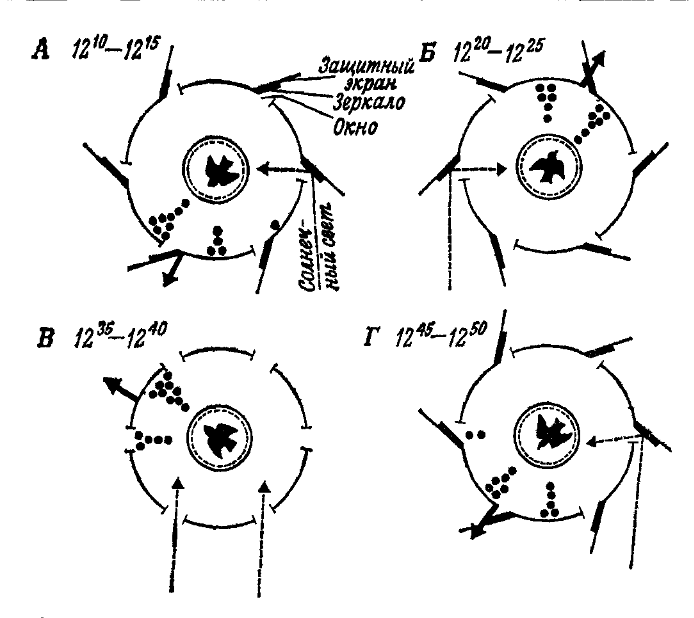


Рис. 81. Выбор направления у скворцов в опыте, в котором видимое направление на солнце изменяется с помощью зеркал [1397].

Опыт состоял из четырех частей. Прерывистые линии показывают направление солнечного света «Усредненные положения» птицы в последовательные десятисекундные промежутки времени показаны точками. *А*. Зеркала установлены под углом 135° слева от каждого окна. *Б* Зеркала установлены под углом 135° справа от каждого окна. *В*. Зеркал нет *Г*. Зеркала вновь установлены, как в *А*.

славки выбирают направление, в котором они совершали бы перелет, находясь на свободе, когда они могут видеть только центральную часть звездного неба. Когда звезды скрывались за тучами, птицы теряли ориентацию. Вполне возможно, что ориентация по звездам не зависит от механизма, обеспечивающего компенсацию времени. Эмлин [651], исследовавший направленность перелетного беспокойства у овсянок (*Passerina cyanea*), обнаружил, что птицы сохраняют правильную ориентацию и в тех случаях, когда картина звездного неба «опережает» местное время на 3, 6 и 12 ч (исследования проводились в планетарии). Контрольные эксперименты показали, что птицы

действительно выбирают направление по звездным ориентирам и этот процесс явно не может зависеть от внутренних часов. Эмлин предполагает, что птицы реагировали на гештальт-стимулы, которые дает картина расположения звезд (по-видимому, тех, которые находятся по соседству с Полярной звездой).

Очевидно, существуют и другие механизмы, позволяющие сохранить определенное направление полета. Так, были опубликованы данные о том, что у зарянок в неволе в отсутствие всяких оптических контрольных точек сохраняется предпочтение направления, соответствующего направлению перелета [751]. Пердек [1914] не смог подтвердить этих результатов, а Мэттьюс [1680] подверг резкой критике использованную экспериментальную методику. Однако недавно появилось сообщение, что на ориентацию зарянок влияет магнитное поле [2629].

Ориентационные способности птиц позволяют им решать гораздо более сложные задачи, нежели просто полет по фиксированному курсу. Об этом говорят, в частности, данные опытов, в которых перелетных птиц переносили перед отлетом в другие географические области. Мы уже видели, что молодые аисты, перемещенные таким образом, мигрируют в направлении, характерном для популяции, из которой они были взяты. Подобный же результат был получен в опытах с молодыми скворцами, пойманными в Голландии и выпущенными в Швейцарии. Однако взрослые скворцы, перемещенные точно так же, летели не в том направлении, в котором они должны были бы лететь прежде, до того как их перевезли, а прямо к месту зимовки, причем разница в этих направлениях составляла около 60° [1912]. Таким образом, эти птицы проявили настоящую целенаправленную ориентацию, видимо основанную на предварительном опыте.

Этот вывод подтверждается результатами опытов с чувством дома. Как известно, голуби могут точно определять курс на голубятню, когда их выпускают в незнакомой местности [862]. Раньше высказывалась мысль, что результаты некоторых опытов с возвращением птиц домой можно объяснить случайным поиском знакомой местности, однако во многих случаях такое объяснение исключено. Во-первых, скорость возвращения птиц часто слишком высока, чтобы был возможен случайный поиск. Во-вторых, птицы в ряде опытов демонстрировали четкую ориентацию к дому почти сразу же после освобождения в новом месте (рис. 82).

Выбор исходного направления определяется целым рядом сложных факторов. Обычно у птиц, освобожденных на значительном расстоянии от дома, отмечается сильно выраженная тенденция к правильной ориентации, но дело обстоит совсем по-иному, когда их выпускают в радиусе 80 км от дома. На таких небольших расстояниях обычно проявляется тяга к какому-то предпочтительному направлению («бессмысленная ориентация»), которая подавляет ориентацию к дому. Эта тенденция временная; она исчезает после того, как птицы пролетят несколько километров. Недавно появилась возможность

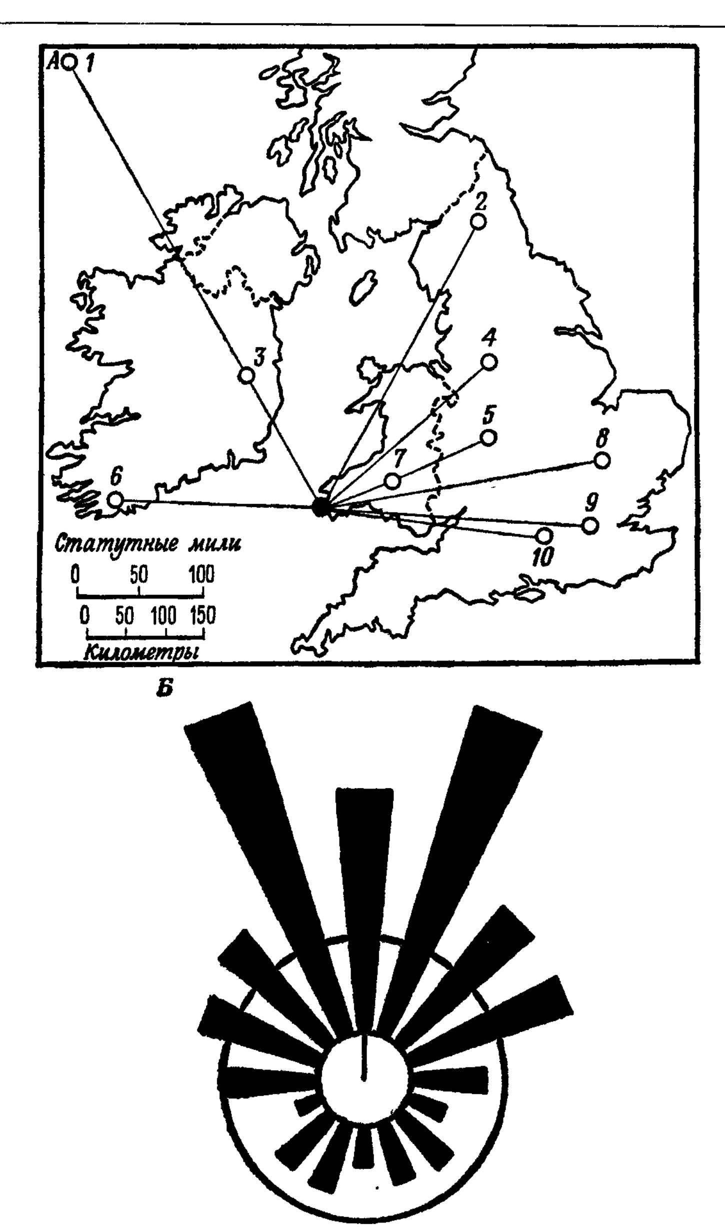


Рис. 82. А. Местности, в которых выпускали обыкновенных буревестников, выловленных на острове Скокхолм. *Б.* Ориентация обыкновенных буревестников, выпущенных на новых местах в солнечные дни [1680].

Результаты по точкам *1, 2, 3, 5, 8, 10* (см. *А*) наложены друг на друга. Направление к дому указано вертикальной линией. Длина каждой полосы пропорциональна числу птиц, полетевших в данном направлении после того, как их выпустили.

точно регистрировать курс полета голубей с помощью прикрепленных к ним миниатюрных радиопередатчиков. Когда птиц выпускали в незнакомом месте, у них сначала проявлялась тенденция лететь в том же направлении, в котором они возвращались домой в прежних случаях. Через некоторое время голуби выбирали новое направление, приводившее их в окрестности голубятни в радиусе нескольких километров от нее; затем в полете начинали использоваться наземные ориентиры [1728].

Итак, птицы выбирают правильное направление к дому вскоре после освобождения в неизвестной им местности; отсюда следует, что их ориентация целенаправленна и они могут каким-то образом определять свое настоящее положение по крайней мере в двухкоординатной системе; они способны «рассчитать» курс полета к дому и точно придерживаться этого курса. Конечно, это не означает, что птицы делают последовательный ряд вычислений, подобно штурману, использующему радиокомпас, секстант, морские карты, линейку, транспортир и многое другое. Пока еще этот вопрос изучен настолько слабо, что мы даже не знаем, по каким параметрам птицы определяют свое местоположение при выпуске. Установлено, что птицы не реагируют на магнитное поле Земли (вспомните, однако, опыт с зарянками); маловероятно также, что они реагируют на силы, обусловленные вращением Земли. Небесные ориентиры, по-видимому, очень важны, поскольку голуби теряют ориентировку, когда небо покрыто облаками, а если из домашней голубятни они не могли видеть горизонт, то они возвращаются домой хуже, чем в тех случаях, когда они могли видеть все небо [1399].

Мэттьюс (см. например, [1680]) предложил гипотезу, объясняющую, как дневные птицы могли бы извлекать необходимую информацию из наблюдений над перемещением солнца при условии, что они помнят характер этого перемещения у себя дома. Если на основании недолгих наблюдений птицы могли бы определить ход движения солнца по небосводу и экстраполировать положение высшей точки «солнечной дуги» — зенит, то сравнение высоты этой точки с высотой, на которой солнце должно в полдень находиться дома, даст представление о разнице в широте. Угол, стянутый дугой, соединяющей настоящее положение солнца и высшую точку, может дать представление о долготе местности, если птица сравнит его с углом, который в это время бывает дома (рис. 83). Крамер (см., например, [1398]) и Уоллрафф [2491] выразили сомнение в справедливости этой гипотезы, так как в высшей степени маловероятно, чтобы птицы могли производить такие измерения с соответствующей точностью; кроме того, птицы часто выбирают исходное направление до того, как положение солнца успеет измениться хоть сколько-нибудь заметно. Крамер также утверждал, что с помощью гипотезы Мэттьюса нельзя объяснить результаты некоторых экспериментов. Например, при любом данном положении голубятни голуби успешнее возвращаются домой, если их выпускают в одних направлениях, чем в других.

Если сравнить ориентацию голубей, выпущенных в разных точках вокруг одной голубятни, то окажется, что ошибки при выборе направления к дому у них не одинаковы. Исходя из этого, Крамер считал, что любая гипотеза, предполагающая использование солнца для точного определения положения цели, крайне сомнительна. В свою очередь Крамер предположил, что в ориентации при возвращении домой есть два независимых этапа: сначала птица определяет местоположение относительно дома с помощью каких-то не известных нам способов, а затем пользуется солнцем как компасом, чтобы

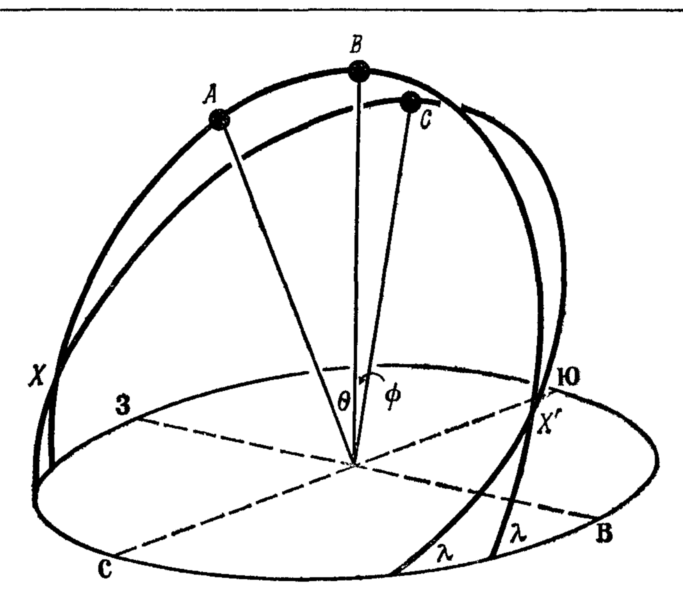


Рис. 83. Диаграмма изменения «солнечной дуги» при перенесении птицы на юг и запад от дома (полдень по «домашнему» времени) [1680].

Высота солнца в высшей точке дуги (B) будет превышать (на угол φ) высоту солнца в полдень дома (C). Угол наклона дуги λ тоже увеличится. Солнце при этом [illegible] на меньшее расстояние θ, чем дома. Птица должна представить себе «чужую» дугу, экстраполируя наблюдаемое движение солнца в точке A, и вспомнить путь солнца, видимый дома.

выбрать направление к дому. Такое предположение частично подтверждают эксперименты с «перестановкой» внутренних часов голубей с помощью искусственного режима освещения, опережающего естественный цикл или отстающего от него. Изменения в ориентации в результате этих изменений оказались такими, какие можно было предвидеть, если считать, что голуби используют солнце только как компас, а свое местоположение определяют каким-то иным способом [2128].

Однако Мэттьюс [1679, 1680] показал, что многие из трудностей, на которые указывает Крамер, возникают из-за тенденции птиц вна-

чале выбирать какое-то определенное начальное направление, обычно характерное для стаи или популяции (см. выше). К тому же в некоторых случаях птицы могут отклониться от направления к дому, выбрав сначала направление, которое приводило их домой в предыдущих случаях [846]. Кроме того, Мейер [1711, 1712] показал, что голуби способны обнаружить даже столь медленное движение, как движение солнца по небосводу (по-видимому, этой способностью обладают также крабы [1152]).

Мэттьюс (см., например, [1680]) очень убедительно ответил на большинство критических замечаний Крамера, и сейчас не вызывает сомнений, что навигация по солнцу действительно существует. Однако вопрос о том, какие именно параметры движения солнца для этого используются, до сих пор не решен. Пенниквик [1910] внес ряд исправлений в схему Мэттьюса, устранив тем самым некоторые трудности. Он предположил, что птица измеряет высоту солнца и скорость изменения высоты. Это утверждение Пенниквика устраняет главные трудности гипотезы «солнечной дуги», поскольку требуемая точность наблюдения здесь гораздо меньше. До сих пор, однако, нет данных, которые позволили бы точно решить, какая из двух гипотез верна.

Было высказано предположение, что ночные мигранты проявляют подобные же навигационные способности, ориентируясь только по звездам. Однако в этом случае данные гораздо менее убедительны. Хотя ясно, что птицы способны выбирать определенное направление, ориентируясь по звездному небу (см. стр. 201), утверждения, что этого вполне достаточно для навигации, сделаны главным образом на основании экспериментов в планетарии [2104]. Число птиц, на которых ставили эти опыты, очень невелико, и интерпретация результатов подверглась резкой критике со стороны Уоллраффа [2491] и Шмидт-Кёнига [2130].

Большинство исследований чувства дома проведено на птицах, однако сходные явления были найдены и у других видов. Результаты исследований чувства дома у мышей с обзором более ранних работ по млекопитающим можно найти в статьях Линденлауба [1525, 1526] и Бове [303, 304]. Ориентацию летучих мышей исследовал Мюллер [1815]. Кроме того, имеются данные по ориентации ящериц [707], жаб [693, 1035], тритонов и лягушек [694, 1438, 1439] и рыб [317, 319, 2166, 2634]. Для ориентации лососевых рыб большое значение имеет чувствительность к химическому составу воды в родных реках [956].

7.5. ВЫВОДЫ

1. Первый шаг в анализе ориентации — это идентификация параметров раздражителей, по которым происходит ориентация.

2. Способы, с помощью которых животные корректируют свое положение относительно источника раздражения, можно разделить на

кинезы и таксисы. При кинезе тело не получает специфической ориентации и раздражитель вызывает только изменения в скорости локомоции или в частоте поворотов. Таксис предполагает также ориентацию тела. Различные типы таксисов охарактеризованы в книге Кюна и совместной работе Френкеля и Ганна.

3. Для описания работы механизмов, лежащих в основе ориентирующих движений, полезно применять понятия теории систем управления.

4. Чувство дома у птиц и их перелеты составляют особенно сложную группу проблем, поскольку в данном случае ориентирующие раздражители пока не идентифицированы. Кроме того, у птиц часто встречается не простая ориентация, а целенаправленная навигация.

ГЛАВА 8

ИЗМЕНЕНИЯ РЕАКТИВНОСТИ К ПОСТОЯННОМУ РАЗДРАЖЕНИЮ. ОГРАНИЧЕНИЯ КОНЦЕПЦИЙ «ПОБУЖДЕНИЯ»

Данное раздражение не всегда вызывает одну и ту же реакцию. При постоянной внешней ситуации изменение реактивности животного можно приписать изменениям его внутреннего состояния. В этой и последующих главах мы рассмотрим природу этих изменений.

На практике изменения реактивности выявляются при разных обстоятельствах. Во-первых, при предъявлении одного и того же раздражителя в разных ситуациях ответная реакция изменяется. Весной и в начале лета живущий в клетке самец зяблика реагирует на чучело самки, поставленное в позу выпрашивания (рис. 2), весьма пылким ухаживанием, часто с садками и эйякуляцией; если же дело происходит зимой или если самец только что спаривался, то это же чучело вызовет самое большее — лишь очень слабую реакцию. По-видимому, в последних двух случаях внутреннее состояние самца иное, нежели весной, когда самец в течение некоторого времени не спаривался. Во-вторых, при постоянных внешних условиях можно наблюдать изменения в частоте и интенсивности реакции; например, у большой синицы нет равномерного чередования периодов пения и пауз, ее песня слагается из ряда элементов, сложное распределение которых во времени никак не удается связать с изменениями в среде; структура песни, видимо, является следствием внутренних изменений. В-третьих, сила раздражения, необходимая для того, чтобы вызвать реакцию данной интенсивности, изменяется во времени; например, чем дольше животное было лишено пищи, тем менее аппетитный корм может вызвать у него реакцию. В-четвертых (это тесно связано с прочими пунктами), в различные моменты времени животное избирательно реагирует на разные категории раздражителей: иногда это раздражители, которые указывают на пищу, иногда — на места гнездования или на полового партнера и т. п. Наконец, интенсивность неприятного раздражителя, какую животное может выдержать, или препятствие, которое животное может преодолеть, меняется со временем: чем дольше крыса была лишена пищи (в известных пределах), тем сильнее должно быть электрическое напряжение на сетке, ведущей к кормушке, чтобы воспрепятствовать ее стремлению подойти к корму.

Природа внутренних изменений, от которых зависят такие изменения в реактивности, обычно рассматривается как часть проблемы «мотивации». Другие аспекты этой проблемы, такие, как направленность поведения и объединение отдельных ответов в функциональ-

ные последовательности, будут рассмотрены в гл. 25. Здесь мы коснемся только следующих вопросов: почему животное сильнее реагирует на данное раздражение в какие-то определенные моменты; почему животное иногда реагирует на одно раздражение, а иногда на другое; что определяет начало и конец каждого типа активности; чем вообще обусловлена активность животного?

Обычно изменения поведения, называемые «мотивационными», являются временными или обратимыми, и это отличает их от более стойких изменений, связанных с «обучением». Практически как кратковременные, так и долговременные изменения могут быть следствием одних и тех же поведенческих реакций: если чучело самки зяблика вызвало у самца половое поведение, то хотя бы на короткий срок после этого реактивность самца понизится, зато потом возникает длительное повышение реактивности на подобные же чучела. В сущности, нет никакого единого мнения о том, какие изменения в поведении следует описывать под рубрикой «мотивация», и мы не намерены пытаться дать соответствующее определение. В общем мы будем относить к этой категории изменения в силе реакции или реактивности, которые хотя и обратимы, но сохраняются более чем 1—2 с. Однако удобства ради из этой категории следует исключить те изменения, которые легко связать с изменениями на периферии — в органах чувств (аккомодация, адаптация и т. п.) — и некоторыми изменениями в восприятии (гл. 5) или эффекторах (например, мышечное утомление). Кроме того, мы не будем обсуждать здесь (см. часть III) «почти постоянные» изменения независимо от того, являются ли они результатом «созревания», «обучения» или чего-нибудь еще. Даже с учетом этих оговорок отнюдь не следует относить все прочие виды изменений на счет «мотивационных факторов», которые можно приписать какому-то одному типу механизмов. Мы предпочитаем начать с эмпирически определяемой группы явлений, к которой относятся изменения реактивности к постоянному раздражителю (с ограничениями, которые мы сделали выше), назвать их в общем «мотивационными», а затем попытаться рассмотреть обусловливающие их процессы. Таким образом, мы используем термин «мотивационный» для обозначения некоторой группы явлений, а не каких-то гипотетических сущностей, факторов, механизмов или процессов, лежащих в основе поведения.

8.1. ПОНЯТИЕ ПОБУЖДЕНИЯ

Изменение реактивности к тому или иному постоянному внешнему раздражителю указывает на возникновение у животного временного внутреннего состояния, определяющего эту реактивность. В повседневной жизни для таких временных состояний мы используем слова «голод», «жажда», «половое влечение». С известными предосторожностями подобные понятия «побуждений» можно иногда применять и при анализе многих проблем в области экспериментальной

психологии, психиатрии и психопатологии; мы используем их в ряде случаев и в этой книге. Разумеется, это не означает, что эти концепции универсальны, так что необходимо определить границы их применимости.

Прежде всего, понятия побуждений могут быть полезны только в том случае, если они определены независимо от вариаций поведения, которые они предназначены объяснять. Если постулировать столько побуждений, сколько известно типов поведения, то они превращаются в допущения ad hoc и перестают что-либо объяснять вообще. Ребенок, которому говорят, что поезд идет благодаря «паровой тяге», оказывается еще более озадаченным, чем вначале, так как этот ответ, ничего не объясняя, порождает новый вопрос [1566]. Если, однако, мы видим, что крыса, получив воду, пьет больше в том случае, когда ее перед этим лишали воды, то возникают основания постулировать «побуждение жажды». Это побуждение можно затем связать, с одной стороны, с длительностью периода лишения воды, а с другой — с количеством воды, которое животное выпьет, когда ему дадут воду. В таких случаях период лишения воды часто называется «независимой переменной», на которую не влияет рассматриваемое поведение, т. е. в данном случае количество выпитой воды. Последнее называется «зависимой переменной», а постулируемое побуждение жажды — «промежуточной переменной» [2414].

Применение концепции побуждения может показаться не слишком экономной процедурой, так как оно требует установления двух зависимостей (одной — между длительностью периода депривации и побуждением, и другой — между побуждением и количеством выпитой воды), тогда как нас может интересовать лишь одна (между длительностью периода депривации и количеством выпитой воды). Кроме того, в таких случаях невозможно доказать, что одна промежуточная переменная не может полностью объяснить имеющиеся данные. Однако обычно нас интересует более чем одна независимая переменная и более чем одна зависимая. Приведем пример, предложенный Миллером [1742]: животное можно сделать «жаждущим», лишая его воды, давая ему сухой корм или вводя гипертонический солевой раствор. Мы можем оценить последствия этих воздействий: 1) измеряя объем воды, выпитой за определенный период; 2) регистрируя скорость осуществления животным заученной реакции, которую раньше вознаграждали водой, или 3) оценивая предельную концентрацию хинина в питьевой воде, которую выдерживает животное. Если бы нам нужно было исследовать зависимость между каждым типом воздействия и каждым методом измерений, то пришлось бы выделить девять зависимостей (рис. 84). Если же допустить, что воздействие каждого типа влияет на какую-то одну промежуточную переменную, жажду, которая в свою очередь влияет на каждую измеряемую реакцию, то достаточно было бы выделить только шесть зависимостей (рис. 85). Постулирование промежуточной переменной, жажды, приводит, таким образом, к значительной экономии [1742].

Однако такая процедура может быть полезной только до тех пор, пока имеется хорошая корреляция между различными применяемыми измерениями; иными словами, если один тип воздействия более эффективен, чем другой, при оценке с помощью одних измерений, то он должен оставаться таким же при оценке с помощью других. Итак, в тех случаях, когда нас интересует прежде всего корреляция между измерениями различного типа, введение проме-

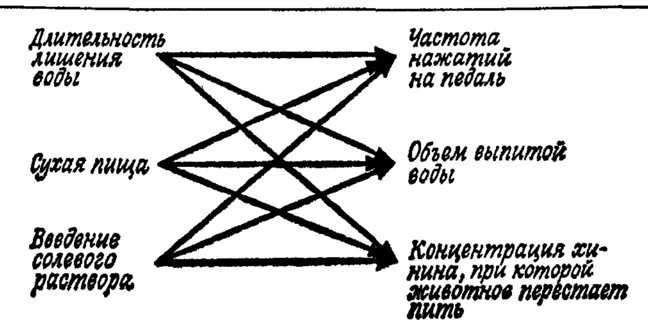


Рис. 84. Связи между тремя независимыми и тремя зависимыми переменными [1742].

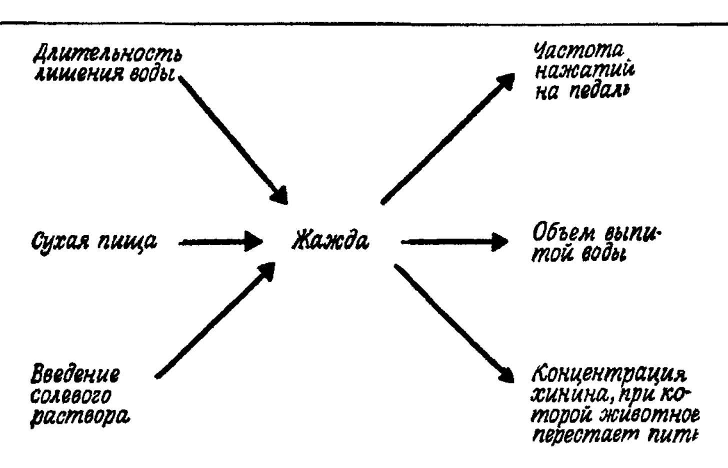


Рис. 85. Связи между тремя независимыми переменными, одной промежуточной переменной и тремя зависимыми переменными [1742].

жуточной переменной, побуждения, служит ценным методом исследования. Если же нас интересует степень независимости измеряемых параметров друг от друга, это понятие может ввести в заблуждение и превращается в помеху.

Практически степень корреляции между различными измерениями изменяется в зависимости от выбора параметров и глубины анализа; это иллюстрируется данными, представленными на рис. 86 (Чой, цит. по Миллеру [1740]). Крысы получали по 5 мл 2 М солевого раствора через трубку, введенную в желудок. Вызываемая при этом жажда оценивалась: 1) по количеству воды, выпитой в течение 15 мин; 2) по числу нажатий на рычаг (подкрепляемых дачей воды с переменными интервалами), произведенных за 9 мин, и 3) по концентрации хинина в воде, которую крысы могли выносить. Как показывает

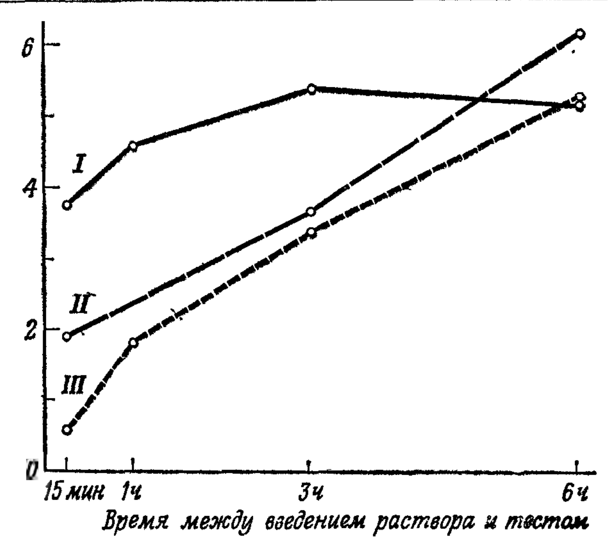


Рис. 86. Три метода определения степени «жажды» у крыс, вызванной введением 5 мл 2 М солевого раствора непосредственно в желудок [1740].

I — питье, *II* — реакция на хинин, *III* — нажатие на рычаг. По оси ординат отложена разность между величиной, полученной в эксперименте, и величиной, определенной в контроле. Единицы измерений в трех использованных методах различны.

график, для этих трех параметров получились весьма различные кривые: только число нажатий на рычаг мало меняется в течение 15 мин после введения соли и только количество выпитой воды достигает асимптоты через 3 ч. Учитывая несоответствие между результатами измерений, приходится сделать вывод, что постулирования одной промежуточной переменной недостаточно для того, чтобы объяснить все изменения в наблюдаемом поведении. В качестве другого примера можно привести данные Слотника [2229] о весьма низкой корреляции между различными показателями взаимодействия матерей с детенышами у крыс; на основании этих данных автор делает вывод, что материнское поведение нельзя рассматривать как некий единый процесс. Отсутствие корреляции, обнаруженное в этих детальных иссле-

дованиях, выявляется и при экспериментальном разрушении центральных механизмов. Так, Тейтельбаум [2335] наблюдал гиперфагию у крыс при некоторых повреждениях гипоталамуса, хотя крысы при этом менее активно нажимали на рычаг для получения пищевого подкрепления, чем неоперированные животные.

Однако это еще не все. *Теоретически* имеется бесконечное число способов даже для измерения количества выпитой воды. Мы могли бы оценивать количество воды, выпитой за 1 с, 1 мин, 1 ч или за любой другой промежуток времени, получая при этом совершенно различные результаты. Фактически скорость, с которой крыса пьет (имеется в виду непосредственно процесс питья), при стандартных условиях весьма постоянна. «Слизывание» воды можно описать как вызванный рефлекс; при этом число слизывающих движений в каждой серии зависит от особенностей раздражителя, таких, например, как размер капли [1187]. Когда испытывающие жажду крысы получают воду, они в течение нескольких минут пьют более или менее непрерывно, а затем короткими периодами, как бы «вспышками». Если крыс лишают воды на срок от 48 до 168 ч, то первоначальный период практически непрерывного питья довольно постоянен (около 8 мин), хотя в дальнейшем животные, которые были лишены воды дольше, пьют чаще [2281]. Таким образом, если бы при оценке количества выпитой воды мы проводили наблюдения в течение первых минут (до 8 мин), то мы могли бы прийти к выводу, что лишение воды в течение различных периодов от 48 до 168 ч одинаково влияет на крысу, хотя при более длительных измерениях становится ясно, что это не так. Кроме того, следует сказать, что выделенная нами переменная, жажда, совершенно не поможет нам понять во всех деталях процесс питьевого поведения (например, чередования питьевой активности и обнюхивания), пока мы не постулируем ряд дополнительных промежуточных переменных; на этом этапе использование понятия побуждения ведет к чрезмерному упрощению (см. также [1038]).

Сходным примером служит исследование пищевого поведения трехиглой колюшки [2433]. Чем длительнее период предварительного лишения пищи, тем выше частота завершенных пищевых реакций, но время, в течение которого рыба кормится, не возрастает. Это объясняется тем, что отдельные реакции протекают быстрее и чаще завершаются. Любая попытка детально объяснить пищевое поведение с помощью «пищевого побуждения» требует по крайней мере ряда дополнительных допущений специально для данного случая.

В только что рассмотренных случаях введение понятий побуждения жажды или побуждения голода полезно лишь постольку, поскольку эти понятия могут быть связаны с предшествующими условиями и последующим поведением, и в той мере, в какой альтернативные измерения особенностей поведения коррелируют друг с другом. Однако связь с предшествующими событиями не является обязательным условием для того, чтобы введение понятия побуждения оказа-

лось полезным. Иногда это понятие удобно использовать, чтобы соотнести исследуемое поведение с измерениями других показателей состояния организма (таких, как концентрация гормонов в крови или электрическое сопротивление кожи) или с другими типами поведения. Концентрацию какого-либо гормона, подобно лишению воды, можно рассматривать как факт, предшествующий побуждению, но сопротивление кожи или поведение в других ситуациях могут быть зависимыми переменными и могут меняться в зависимости от внутреннего состояния таким же образом, как и интересующее нас поведение. Однако и гормональный статус можно определить посредством другой зависимой переменной, такой, как размер гребня у петуха. Таким образом, если мы рассматриваем поведение животного в целом, то направление причинных связей зачастую несущественно: побуждение может быть привязано ненаправленными математическими зависимостями к двум группам данных, причем и те и другие относятся к последующим событиям. Эта ситуация особенно часто возникает на первых этапах изучения незнакомых видов. Если животное совершает странные и непонятные нам движения, то первые указания об их значении мы можем получить из их связей во времени с другими движениями. Наличие временнóй корреляции между движениями показывает, что они каким-то образом причинно связаны. Один из возможных путей дальнейшего анализа состоит в том, чтобы постулировать для них общее побуждение; такой метод, вероятно, будет полезен на первом этапе, но при получении дальнейших данных его, возможно, придется усовершенствовать или модифицировать; во всяком случае, ценность этого понятия будет снижаться по мере исследования все более тонких деталей поведения. Более сложное применение такого подхода мы рассмотрим в гл. 16.

Применение понятия побуждения даже с учетом всех уже сделанных оговорок связано с целым рядом других опасностей, избежать которых поможет только неослабное внимание [1048, 1056, 1057]. На этом необходимо коротко остановиться.

Во-первых, применение самого слова «побуждение» затрудняется тем, что оно использовалось многими авторами в совершенно разных значениях. «Побуждения» могут означать математические промежуточные переменные (об этом мы уже говорили выше) или гипотетические сущности, в наличие которых мы верим, хотя они еще не идентифицированы. Это могут быть раздражители или реакции, физиологические или психологические состояния, состояния животного, связанные или не связанные с нервной системой, и, наконец, различные сочетания тех и других. «Побуждения» могут быть «биогенными», при которых изменения в поведении непосредственно связаны с изменениями во внутреннем состоянии животного, или психогенными, при которых такой связи нет [1]. Такое разнообразие значе-

[1] Дальнейшее обсуждение значений этого термина можно найти в работах Хилгарда [1037], Эстеса и др. [663], Петерса [1918] и в материалах симпозиумов по мотивации в Небраске (1953 и последующие годы).

ний, конечно, не является помехой, если автор не выходит за пределы своего собственного толкования, но это создает трудности для читателя.

Нельзя недооценивать важность четкого разграничения промежуточных переменных, не содержащих никаких указаний на структуры и процессы, лежащие в основе данного типа поведения, и «гипотетических конструкций», предназначенных именно для этого [1584]. Само собой разумеется, что корреляции между измерениями различных поведенческих реакций должны иметь под собой какую-то физиологическую основу. Для того чтобы полностью объяснить эти корреляции, необходимо понять механизмы, которые их продуцируют. Но чрезвычайно наивно думать, что каждой промежуточной переменной, установленной на основании связей между разными актами поведения, соответствует «собственная» структура или процесс в нервной системе.

Даже при какой-то одной смысловой нагрузке существует тенденция использовать побуждение как некую «универсальную» переменную — понятие побуждения вводится, чтобы обеспечить единое объяснение различных характеристик поведения, которые могут быть обусловлены разными механизмами. Приведем примеры.

1. *Сохранение во времени воздействия раздражителей и видов активности.* Раздражители могут быть неэффективными при первом предъявлении и оказать действие на поведение только после повторных предъявлений. Таким образом, создается впечатление, что их эффекты накапливаются. Кроме того, уже вызванный вид активности может сохраняться в течение некоторого времени после удаления раздражителя. Такие наблюдения иногда приписывают «устойчивости побуждения».

2. *Группирование различных видов активности во времени.* Различные формы поведения в репертуаре животного появляются не случайно, а функциональными группами. Возможно, это просто цепная последовательность, когда каждая активность создает ситуацию, вызывающую следующий вид активности (разд. 25.2). Другое объяснение сводится к тому, что группирование активностей обусловливается наличием у них одних и тех же внутренних причинных факторов, которые сохраняются в течение данного периода. В последнем случае можно говорить об активностях как об имеющих общее «побуждение».

3. *Направленность.* Утверждение, что поведение является «направленным», может подразумевать, что оно продолжается до тех пор, пока не будет достигнута определенная комбинация стимулов («цель»), или же что переменные величины (т. е. поведение более чем одного типа, определяемое с помощью объективных критериев) используются для какой-то постоянной цели. Некоторые авторы описывают такое поведение как связанное с «мотивами», а не просто с «побуждениями» (см., например, [1918]). В данном случае мы будем использовать термины «побуждение» и «мотивация» как равнозначные.

Единое понятие побуждения может повлечь за собой представление о том, что различные характеристики поведения зависят от одних и тех же свойств лежащего в их основе механизма. Нет никаких априорных доводов в пользу такого допущения, а позже мы приведем некоторые данные, заставляющие предполагать обратное.

Некоторых теоретиков заботит главным образом проверка справедливости гипотезы о том, что «ослабление побуждения» является важным условием обучения (см., например, [357, 1744, 1745]). Такой подход может привести к постулированию разного рода побуждений для объяснения процесса обучения; например, когда обезьяны обучаются манипулировать с механическими головоломками, можно постулировать «побуждение к манипуляциям» [928]. Однако при этом может возникнуть «порочный круг». Конечно, побуждение можно определить как нечто, ослабевающее по мере обучения, но если понятие побуждения использовать для объяснения изменений реактивности к постоянному раздражению, то вопрос о том, сопровождается или не сопровождается обучение непременным ослаблением побуждения, становится эмпирическим (см. разд. 24.5).

Другая трудность, возникающая при использовании понятия побуждений для объяснения временнóй структуры поведения, связана с выбором тех элементов поведения, к которым они могут быть приложимы. Например, гнездостроительную активность канареек можно разделить на сбор материала для гнезда, перенос его в гнездо и строительную деятельность внутри гнезда. Все эти формы активности появляются в одно и то же время года, разного рода кратковременные отклонения в них всегда бывают скоррелированы, и все они подавляются видом готового гнезда. Таким образом, мы могли бы резонно утверждать, что все формы активности управляются побуждением к строительству гнезда. Но корреляция между ними не абсолютна, и чтобы объяснить последовательность переключения от одной активности к другой, необходимо постулировать, что каждая из них сопровождается самоподавляющим эффектом [1051] (см. также гл. 25 и 26). Этот последний тоже можно было бы обосновать, постулировав дополнительные переменные, модифицирующие связи между побуждением к строительству гнезда и каждым из этих видов активности. Однако каждый вид активности в свою очередь является сложным процессом и состоит из многих компонентов, меняющихся более или менее согласованно. Должны ли мы постулировать отдельные побуждения сбора материала, его переноса и укладки в гнезде? Если да, то где следует остановиться? Здесь понятие побуждения уже перестает быть полезным (ср. [2597]).

Другой аспект проблемы побуждения, о котором следует упомянуть, касается опять-таки искушения слишком упрощенно трактовать исследуемые процессы. Во многих теоретических построениях подразумевается, что независимые переменные (доза гормона, длительность голодания, внешние раздражения и т. п.) воздействуют на поведение либо только одним путем, а именно через побуждение,

либо двумя путями, т. е. оказывая влияние на побуждение и одновременно играя роль раздражителей, определяющих характер поведения. На самом деле такие переменные действуют на организм разнообразными путями, и их влияние на поведение отнюдь не является простым; соответствующие примеры рассматриваются в гл. 10.

Наконец, поскольку понятие побуждения используется для объяснения активности, о побуждениях нередко говорят так, словно они активируют поведение, подобно тому как энергия (в физическом смысле слова) активирует физическую систему. Действительно, в некоторых теоретических построениях, таких, как теория Фрейда [746], Мак-Дугалла [1591], Лоренца [1566] и Тинбергена [2388], понятию побуждения приписываются некоторые свойства физической энергии, так что о побуждении говорят как о «накапливающемся» или «расходующемся», и притом «медленно» или «быстро». Элемент такого рода путаницы имеется и в работах некоторых теоретиков, занимающихся проблемой обучения и использующих понятие побуждения для того, чтобы объяснить появление мощных реакций на слабые раздражители: при этом предполагается, что сила, с которой крыса нажимает рычаг, коррелирует с силой побуждения. Эти теоретики могли бы столкнуться с трудностями, если бы они работали с такими типами поведения, как высиживание, при котором животное ведет себя относительно пассивно. Это смешение побуждений, постулируемых для объяснения изменений реактивности и побуждений как форм физической энергии, приводит к серьезной путанице (см. [419, 1048, 1057, 1326]).

Однако к еще более серьезным последствиям может привести искушение искать активирующее, или возбуждающее, побуждение внутри организма. Как бы ни стремился теоретик призвать себе на помощь физиологические данные, его поиски в нервной системе побуждений, определенных с помощью поведенческих критериев, являются логической ошибкой, и обсуждение вопроса о том, где возникает побуждение, исходит из неверных представлений. Хотя внутри организма нельзя найти никаких побуждений, можно найти их физиологические корреляты. Например, можно обнаружить, что изменения числа половых актов в день коррелируют с уровнем андрогенов в крови, и, вероятно, можно найти, что очень быстрые колебания в половом поведении связаны с другими физиологическими изменениями. Однако по мере дальнейшего изучения исследователь неизбежно придет к тому, что перестанет говорить о побуждениях. Столь полезное на ранних этапах, это понятие затем просто утрачивает смысл.

Следовательно, мы считаем, что понятия побуждений нельзя считать «всегда полезными» или «всегда бесполезными»; они имеют некоторую ограниченную область применения, а при неправильном использовании могут ввести в заблуждение. Это относится, конечно, ко всем понятиям, вводимым для объяснения определенных явлений. Мы будем использовать понятия побуждений в некоторых из после-

дующих глав, в ситуациях, не связанных с использованием физиологических данных; в таких случаях мы убедимся, что эти понятия нужны, так как они помогают сформулировать принципы, объединяющие различные наблюдения и эксперименты. В других ситуациях более целесообразно непосредственно рассматривать влияние независимых переменных на поведение, и понятия побуждений оказываются излишними.

8.2. ВЫВОДЫ

1. Нет никаких четких критериев, позволяющих отделять изменения в поведении, приписываемые мотивационным факторам, от всех прочих. Не следует думать, что в основе всех обозначаемых таким образом изменений лежит некий единый механизм.

2. Понятие побуждения скорее всего может оказаться полезным в тех случаях, когда оно позволяет сократить число возможных связей между независимыми и зависимыми переменными. Оно может быть полезным, если нас интересует главным образом наличие положительной корреляции между возможными зависимыми переменными, но может привести к ошибкам, если имеет значение степень, в которой такая корреляция является несовершенной.

3. Понятие побуждений может оказаться полезным, для того чтобы связать между собой зависимые переменные безотносительно к предшествующим условиям.

4. Понятия побуждений могут оказаться опасными, если использовать их для объяснения различных характеристик поведения, которые могут быть результатом совершенно различных аспектов лежащих в их основе механизмов; если они ведут к чрезмерно упрощенным представлениям о способах влияния независимых переменных на поведение; если они связаны с энергетическими моделями.

5. По мере углубления физиологического анализа понятия побуждений перестают быть полезными.

ГЛАВА 9

ОБЩИЕ И СПЕЦИФИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА МОТИВАЦИОННЫХ ПЕРЕМЕННЫХ

Мы привыкли считать, что каждая форма активности управляется целым рядом факторов (независимыми переменными), более или менее специфичных для этого вида активности. Например, у большинства позвоночных половое поведение самцов меняется в зависимости от уровня мужских половых гормонов в крови, от присутствия определенных внешних раздражителей и т. п. Пищевое поведение варьирует в зависимости от того, когда животное в последний раз принимало пищу, от определенных связанных с этим внутренних изменений и опять-таки от внешних раздражителей, но оно относительно мало зависит от уровня половых гормонов в крови. Таким образом, для каждого типа поведения можно выделить ряд факторов, с которыми оно более или менее тесно связано.

Однако этим нельзя ограничиться. Длительное лишение пищи оказывает некоторое (хотя и небольшое) влияние на половое поведение [2090]. Таким образом, переменная, обычно рассматриваемая как относящаяся к одному типу поведения, оказывает воздействие на проявление поведения другого типа. В этом случае воздействие является отрицательным и его довольно легко описать с помощью понятий доминирования и тормозных влияний: у голодного животного доминирует поведение поиска пищи, а половое поведение подавлено (см. гл. 17). На ту или иную активность вполне может оказывать положительное влияние какой-либо фактор, обычно не считающийся связанным с ней. Так, некоторые хищники [183], чайки [68] и обезьяны (личные наблюдения) особенно склонны проявлять половую активность после легкого беспокойства, а болевое раздражение (например, раздражение лап электрическим током) может вызвать драку [2444] или спаривание [127] у ряда видов млекопитающих. И действительно, имеются факторы, которые влияют на все типы поведения в репертуаре животного. Сошлемся на крайний пример: тараканы впадают в оцепенение, если температура среды опускается ниже определенного уровня. Переменные, воздействующие на поведение, могут, таким образом, оказывать либо специфическое влияние на ограниченную группу актов поведения, либо более общее влияние на почти все проявления поведения, либо, наконец, влиять и на то, и на другое.

Та же проблема возникает в тех случаях, когда применяются понятия побуждений. Частично мы уже обсуждали это на примере жажды: «побуждение» использовалось либо как промежуточная переменная, либо как постулированное внутреннее состояние, которое

связано, с одной стороны, с особыми предшествующими обстоятельствами или воздействиями, а с другой — с каким-то ограниченным числом типов поведения. При таком подходе, чтобы объяснить все поведение организма, необходимо выделить целый ряд побуждений: одно, связанное, например, с питьевым поведением, другое — с пищевым, следующее — со страхом, еще одно — с половым поведением и т. д. Относительная сила различных побуждений будет в основном (хотя, конечно, не полностью) определять как тип поведения животного, так и интенсивность этого поведения.

С другой стороны, многие авторы используют понятие «общего побуждения», которое связано только с интенсивностью [1] поведения. С этой точки зрения конкретный тип поведения обусловливается особыми аспектами раздражения, воздействующего на данное животное, и предшествующим опытом этого животного. Таким образом, в то время как только часть сенсорного притока оказывает влияние на определение типа поведения животного, предполагается, что все «мотивационные переменные» [2] и текущие раздражения способствуют общему побуждению и влияют на его интенсивность. Согласно формулировке Халла [1185, 1186], который предложил наиболее последовательную теорию такого рода, интенсивность проявления какой-либо активности зависит от множественных связей между «силой привычки», свойственной этому поведению, и общим побуждением, а последнее в свою очередь зависит от всех раздражителей и мотивационных переменных, воздействующих на организм в этот момент (см. также [2255]).

Браун [357], один из наиболее активных сторонников концепции общего побуждения, исходит в первую очередь из теоретических предпосылок. Понятие побуждений, служащих для определения как природы, так и интенсивности активности, он отвергает главным образом потому, что первая функция «традиционно закреплена за познавательными способностями и способностями к ассоциациям», и утверждает, что «если в наши теории надо включать и побуждение,

---

[1] В этой книге мы намеренно используем термин «интенсивность» в самом широком смысле. Обычно он относится к амплитуде или частоте какого-либо движения, но применяется и к таким типам поведения, которые не включают движения. Например, можно говорить, что насиживание протекает более или менее интенсивно, причем одним из критериев интенсивности может служить сила внешнего раздражения, требуемая для того, чтобы прервать это поведение. В общем можно сказать, что почти во всех случаях, говоря об «интенсивности», мы имеем в виду вероятностную оценку рассматриваемой реакции. Таким образом, эти критерии обычно несут некоторые указания о причинных факторах рассматриваемого поведения и о связях этих факторов с соответствующими факторами других типов поведения, имеющего место в это же время, о чем можно судить по наблюдаемому поведению.

[2] Термин «мотивационные переменные» применяется для обозначения независимых переменных, которые, как мы полагаем, связаны с изменениями в поведении такого типа, как было описано на стр. 209 (например, длительность периода лишения пищи, концентрация половых гормонов в крови и раздражители, которые в прошлом вызывали шок).

и привычку, то их влияние на поведение должно быть различным, иначе одно из понятий окажется лишним». Другое возражение Брауна состоит в том, что если «побуждение» служит только активатором, то оно не может быть направлено к какой-нибудь одной определенной цели или избирательно активировать образование одного типа ассоциаций, поскольку это означало бы, что побуждение выполняет также и направляющую функцию; из этого вытекает, что побуждение должно быть общим.

Придерживающийся противоположной точки зрения Тинберген [2389], возражая на это, взывает к здравому смыслу. Он указывает, что для каждого вида активности характерны определенные, связанные с ней факторы, и высказывает сомнение в том, что «возбуждение» может быть «действительно общим».

На первый взгляд проблема достаточно проста, чтобы решать ее эмпирически. Влияет ли изменение мотивационной переменной на интенсивность поведения лишь одного типа или всех типов? К сожалению, это далеко не столь ясно, как это подразумевает применение понятий побуждения. Чтобы доказать справедливость гипотезы общего побуждения в ее крайнем выражении, понадобилось бы показать, что каждая мотивационная переменная влияет на все реакции [692]. Но отдельное животное может в каждый данный момент выполнять лишь ограниченное число действий; поэтому предполагаемый неспецифичный эффект может быть доказан только в результате наблюдения всех специфичных видов активности, каждая в соответствующей ей ситуации. Между тем примеры, когда бы сторонники теории общего побуждения наблюдали хотя бы два разных вида активности в одном и том же эксперименте (см. ниже), крайне немногочисленны. В любом случае изменения мотивационных факторов не вызывают каких-то простых эффектов, будь они специфичными или общими, а оказывают многочисленные и разнообразные влияния на системы, управляющие поведением. Поэтому часто бывает трудно разграничить специфичные и неспецифичные эффекты изменения раздражителя. Пожалуй, полезнее поставить эту проблему несколько иначе: насколько специфичным или насколько общим может быть действие каждого данного фактора. Однако имеет смысл рассмотреть некоторые примеры разного рода данных, приводимых в подтверждение того, что мотивационные факторы обладают неспецифичным эффектом.

9.1. ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ ГОЛОДОМ, ЖАЖДОЙ, СТРАХОМ И ПОЛОВЫМ ПОВЕДЕНИЕМ

О некоторых частных наблюдениях влияния легкого беспокойства на половое поведение мы уже упоминали. Подобные явления хорошо известны натуралистам, и на них часто ссылаются, особенно в работах по смещенной активности. Подробнее это обсуждается в гл. 17. Здесь же мы ограничимся разбором лабораторных исследований, оче-

видно, показывающих, что какой-то внешний фактор, «потребность» или «побуждение» влияют на поведение, в норме зависящее от других факторов. В каждом случае, в котором демонстрируется такой эффект, мы должны задать вопрос, подтверждают ли эти данные точку зрения о том, что независимая переменная на самом деле оказывает, по-видимому, общее влияние, или следует ограничиться выводом, что она влияет лишь на несколько видов активности.

Влияние голода на жажду и наоборот

Миллер [1738] обучал крыс пробегать по определенному пути, подкрепляя выполнение этой реакции водой, а затем изучая ее в то время, когда животные не чувствовали жажды. Крысы бежали быстрее и пили больше, если во время опытов они были голодны. С точки зрения «простого побуждения» можно сделать вывод, что не имеющее прямого отношения к реакции пищевое побуждение благоприятствует побежке к воде. Кроме того, хотя целый ряд экспериментов показывает, что сильный голод (или сильная жажда) нарушает выученную реакцию, подкрепляемую водой (или соответственно пищей), и облегчает ее затухание, имеются данные, что незначительная жажда, «не имеющая отношения к данной реакции», может облегчить решение задачи, выполняемой под влиянием голода. Однако этот эффект «асимметричен», так как «не имеющий отношения» голод не оказывает подобного влияния на реакцию, выполняемую под влиянием жажды [294].

Бэкон и Биндра [95] получили данные, подтверждающие связь между голодом и жаждой, другим путем. Условный раздражитель сначала подавался испытывающим жажду животным в сочетании с безусловным раздражителем (водой). Затем оценивали влияние условного раздражителя на обучение инструментальной реакции (побежке), вырабатываемой под действием либо голода и пищевого подкрепления, либо удара электрическим током и избегания его. В обоих случаях выработка инструментальной реакции облегчалась. Поскольку «побудительно-мотивационные» свойства условного раздражителя (см. гл. 11), приобретенные при одном сочетании мотивационных условий, влияют на реакцию при другом их сочетании, эти авторы делают вывод, что должно возникать какое-то «центральное» состояние с широко распространяющимся влиянием.

Интерпретация этих данных, однако, не однозначна. Как известно, голод и жажда тесно связаны друг с другом, и влияние одного из этих факторов на поведение, определяемое другим, еще не означает необходимости существования более общей закономерности. И голод, и жажда находятся под влиянием периферических стимулов, поступающих из ротовой полости, глотки и желудка, и часть этих стимулов может быть общей для обоих состояний. В самом деле влияние одного состояния на другое бывает как кратковременным, вызванным периферическими изменениями (см., например, [2458], а также

[1429, 2497]), так и долговременным, когда прием пищи усиливает жажду, а жажда в свою очередь подавляет прием пищи [1592, 1596] (см. также разд. 10.3).

Связи между голодом и жаждой исследовались также другим экспериментальным методом с целью оценить концепции общего побуждения. Если данный комплекс условий влияет на состояние общего побуждения, то различия, которые выявляются между животными при этих условиях, будут частично обусловлены индивидуальными различиями в связях между условиями депривации и побуждением. Если концепция общего побуждения справедлива, эти индивидуальные отличия разных животных должны сохраняться при всех типах депривации. На самом деле оказалось, что при разных условиях лишения пищи и воды индивидуальные различия между крысами выглядят совершенно по-разному при разных типах испытаний [38, 288].

Влияние страха или беспокойства [1] на голод и жажду

Хотя слабое беспокойство или электрическое раздражение обычно нарушает текущую активность, в ряде исследований показано, что электрическое раздражение может повысить реакцию крыс на пищу или воду, если применять его в ситуации, отличной от той, в которой эта реакция была выработана [33, 1742, 1816, 2214, 2216]. В некоторых из этих исследований зависимой переменной было количество поглощенной пищи или воды, в других — скорость побежек в ситуациях, при которых в прошлом животные получали подкрепление. И в том и в другом случае изменение (усиление или ослабление) реакции могло сильно зависеть от условий; например, если в тестовой ситуации применяли электрический ток, то это могло привести к уменьшению количества поглощенной пищи [31].

С этой точки зрения особый интерес представляет исследование Тугендхэт [2433, 2434], посвященное влиянию электрического раздражения на пищевое поведение трехиглой колюшки. Она не ограничилась каким-то одним показателем поведения и регистрировала поведение рыбы как на «гнездовой», так и на «кормовой» территории водоема. Эти участки были частично разделены перегородкой, и удары током рыба получала только в кормовом отсеке. После удара электрическим током пищевое поведение становилось таким, какое обычно наблюдается после более длительных голодовок: число завершенных пищевых реакций в единицу времени возрастало, но одновременно сокращалось и время, затрачиваемое на еду. Поэтому в конечном итоге применение электрического тока могло привести как к увеличению, так и к уменьшению общего количества съеденных жертв, причем последнее было более вероятным при более высокой интенсивности раздражения.

---

[1] Значение этих терминов разъясняется в разд. 15.6.

Хотя результаты этих опытов как будто совместимы с гипотезой общего побуждения, возможны и другие объяснения. Например, раздражения, вызывающие страх, могут также вызывать вегетативные периферические симптомы. Некоторые из этих симптомов, такие, как «сухость в горле» у наземных животных, могут влиять на акт глотания. Гипотеза о том, что боль и страх влияют на прием пищи и воды через эти периферические симптомы, по-видимому, маловероятна [2214], однако ее нельзя совсем отбросить.

Возможно также, что последствия электрического раздражения влияют на побудительное значение пищи, а не на состояние побуждения животного. Стронгмен [2305] наблюдал, что при кратковременном (3 с) раздражении крыс электрическим током (2,6 мА) в течение последующего часа прием пищи возрастает, а при более длительном (30 и 300 с) раздражении уменьшается. Однако если в пищу подмешивать хинин, то ее потребление уменьшается при любой продолжительности раздражения. Стронгмен подчеркивает, что если электрическое раздражение влияет на какое-то общее состояние, как, например, состояние «беспокойства», которое в свою очередь влияет на другие виды поведения, например на поедание пищи, то можно было бы ожидать, что в результате раздражения потребление пищи возрастет независимо от того, был ли испорчен вкус пищи или нет. Поэтому Стронгмен говорит о взаимодействии между свойством пищи вызывать побуждение и состоянием беспокойства — взаимодействии, которое можно рассматривать как пороговый механизм. При небольшом беспокойстве порог понижается, так что при положительном побудительном мотиве реакция усиливается, а при отрицательном ослабляется. При более сильном беспокойстве, когда прием пищи уменьшается, даже если ее вкус не изменен, по мнению Стронгмена, побуждение голода временно блокируется.

В других случаях определенную роль может играть подкрепление. Стерритт [2283] провел исследование, в некоторых аспектах сравнимое с исследованием Тугендхэт. Он изучал влияние электрического тока на пищевое поведение голубей. Электрическое раздражение длительностью 5 с наносилось один раз в минуту, и птица не могла своим поведением влиять на его предъявление. При электрическом раздражении подопытные птицы съедали больше, чем за такое же время контрольные. Однако, когда ток выключали, подопытные голуби начинали есть меньше, чем контрольные и в результате меньше съедали в целом. Усиленное поедание корма во время электрического раздражения было интерпретировано как формирование «предрассудка» [2226], т. е. клевание корма подкреплялось тем, что оно приводило к исчезновению электрического раздражения (см. также [723, 2284]).

Наконец, следует отметить, что удар электрическим током является чрезвычайно искусственной формой раздражения; возможно, что он оказывает иные воздействия, а не только болезненные, особенно при низких интенсивностях тока (Бич, личное сообщение).

Влияние голода и жажды на реакции испуга и избегания

Данные по этому вопросу довольно противоречивы. В первых сообщениях было показано, что крысы, когда они умеренно голодны или испытывают жажду, бегут быстрее, чтобы избежать боли и страха, чем в тех случаях, когда они сыты. Даже безусловная старт-

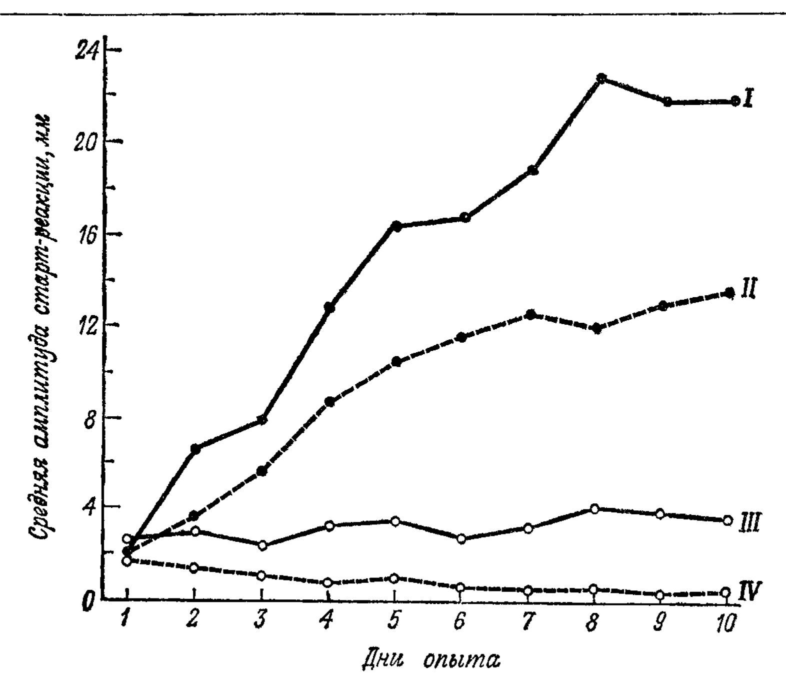


Рис. 87. Величина старт-реакции у крыс в зависимости от их мотивации (страх, сильный голод, отсутствие страха, несильный голод, отсутствие голода и комбинация этих мотиваций) [357].

Оценивалась старт-реакция на пистолетный выстрел; состояние страха вызывали предварительно однократным электрическим раздражением в день в обстановке опыта. *I* — страх + лишение пищи в течение 46 ч, *II* — страх + лишение пищи в течение 1 ч; *III* — лишение пищи в течение 46 ч; *IV* — лишение пищи в течение 1 ч.

По оси абсцисс отложены последовательные дни, в каждый из которых проводилось по 2 опыта.

реакция, возникающая при громком шуме, резче проявляется у голодных крыс с ранее выработанной реакцией страха, чем у крыс, только голодных или только обученных соответствующим образом. Кроме того, у голодных животных старт-реакция выражена сильнее, чем у недавно поевших (рис. 87) (Мериман, цит. по Брауну [357]). Однако Гриффитс [864] нашел, что голод понижает реактивность к электрическому раздражению, а согласно данным Р. Бланшар и Д. Бланшар [270], голодные животные при электрическом раздраже-

нии меньше кричат, но прыгают и вздрагивают не меньше, чем сытые. Несомненно, разноречивость этих данных хотя бы отчасти обусловлена различиями в длительности предварительного голодания и в других условиях опытов.

Положительные результаты таких экспериментов труднее объяснить специфическими периферическими влияниями, чем результаты экспериментов, описанных в предыдущем разделе; однако и в этом случае не исключена вероятность того, что периферические изменения (например, сухость в горле), общие для голода (или жажды) и беспокойства, могут действовать как условные раздражители для старт-реакции.

Влияние страха, беспокойства и активности на половое поведение

Не только житейские наблюдения, но и многие экспериментальные данные говорят о том, что раздражения, вызывающие страх или беспокойство, определенно оказывают влияние на половое поведение. Бич и др. [196] показали, что электросудорожный шок понижает скорость, с которой самцы крыс приходят в половое возбуждение. Например, затягивается период перед началом спаривания и дольше длится процесс восстановления после эйякуляции. Однако в то же время повышается реактивность к раздражениям, возникающим во время спаривания: повышается частота интромиссий, уменьшается число интромиссий перед каждой эйякуляцией и увеличивается число эйякуляций за время опыта. Рассмотрев различные возможные объяснения, авторы пришли к выводу, что скорее всего наблюдаемые явления можно приписать влиянию шока на вегетативную нервную систему с последующим влиянием на половое поведение. В более поздней работе Бич и Фаулер [195] нашли, что беспокойство, порожденное «знанием» об ударах током в данной обстановке, уменьшает силу или продолжительность половой стимуляции, необходимой для того, чтобы вызвать эйякуляцию у самцов крыс. Подобный эффект появляется, если слабое (но не сильное) электрическое раздражение подавать каждый раз, когда самец делает садку на самку. Бэрфилд и Сакс [127] также нашли, что электрическое раздражение оказывает положительное влияние на самцов крыс при спаривании. Свои результаты они интерпретировали в понятиях «общего побуждения».

Ларссон [1450], также исследовавший половое поведение у крыс, нашел, что если во время опыта дважды на 1 мин брать крыс в руки, прерывая последовательность действий при спаривании, то это приводит к повышению половой активности и понижению числа интромиссий до первой эйякуляции у самцов старшего возраста, но не влияет на молодых самцов. Ларссон предположил, что отсутствие эффекта у молодых животных обусловлено тем, что их половая активность и без дополнительной стимуляции проявляется в макси-

мальной степени. Кроме того, Ларссон ссылается на ранее проведенные исследования, показывающие, что половая активность старых самцов повышается в периоды общей активности в течение суточного цикла и при групповом содержании (см. также [1445]).

Влияние голода на половое поведение

Джермон и Джерол [1259], используя определенную систему количественных оценок, не наблюдали повышения половой активности у морских свинок в результате лишения пищи. Сакс [2090] обнаружил незначительное подавляющее влияние голода на половую активность крыс, хотя даже после 8—9 дней голодания 11 из 16 самцов эйякулировали и не проявляли заметных изменений в большей части аспектов полового поведения.

Влияние половых факторов на пищевое и питьевое поведение

Имеются данные, что самки крыс, обученные бегу в лабиринте в состоянии голода или жажды, будут бежать быстрее, если проводить испытания после того, как под влиянием введенных гормонов они пришли в состояние эструса (Фелсингер, цит. по Миллеру [1742]); однако такого рода исследования, по-видимому, больше не повторялись. Во всяком случае, эти данные следует иметь в виду, рассматривая результаты многочисленных исследований, показывающих изменение активности животных в беличьем колесе и других типов поведения на разных стадиях эстрального цикла. Эти результаты говорят о том, что эстральный цикл сопровождается глубокими изменениями в физиологии и поведении, выходящими за пределы изменений половой возбудимости. Хотя корреляцию между скоростью побежки к пище и половым возбуждением можно интерпретировать как результат влияния половых гормонов на «общее побуждение», по-прежнему остается вопрос, насколько общим является этот эффект.

Влияние условнорефлекторного страха на старт-реакцию

Как указывалось выше (рис. 87), установлено, что страх увеличивает амплитуду старт-реакции. Однако Курц и Зигель [1428] нашли, что у крыс величина старт-реакции на громкий звук повышалась при подаче условного раздражителя, предварительно сочетавшегося с электрическим раздражением; если же условный раздражитель сочетался с электрическим раздражением спины, то никакого усиления старт-реакции не происходило. Исходя из этого, Курц и Зигель предположили, что первый результат обусловливается изменением позы, ослабляющим электрическое раздражение конечностей.

Заключение

В концепции Халла все физиологические потребности и раздражители рассматриваются как способствующие общему побуждению, которое в свою очередь влияет на поведение в целом. В принципе ни одно из только что приведенных исследований не дает убедительных доказательств этой гипотезы, потому что в каждом случае оценивалось влияние не более чем на два типа поведения. Полученные данные показывают, что физиологические потребности или раздражители, при нормальных условиях связанные с одним типом поведения, могут усиливать и другие его типы, хотя и не всегда. Для дальнейшего развития этой проблемы необходима постановка более сложных экспериментов, с помощью которых можно было бы определить, через какие входные каналы достигается усиление специфических типов активности, выявить формы поведения, усиливаемые каждым каналом, и условия, при которых эти эффекты проявляются. Кроме того, необходимо учесть как тормозные, так и облегчающие влияния. Позже мы рассмотрим данные, говорящие о том, что факторы, определяющие одну активность, могут облегчать другую, когда они умеренной силы, и подавлять ее, когда становятся сильнее [692] (см. также разд. 17.7).

Если облегчающее влияние какого-либо фактора на явно «несоответствующую» активность установлено, то нужно еще показать, что это явление лучше объясняется на основании концепции общего побуждения. Биндра [255] предпочитает рассматривать эту проблему, постулируя ограниченное число центральных состояний (которые он связывает с такими терминами, как «страх», «беспокойство», «фрустрация» и «возбуждение»,) каждое из которых способно влиять на целый ряд различных реакций. Некоторые альтернативные объяснения (участие периферических медиаторов, глубокие гормональные сдвиги, подкрепление и т. п.) мы уже упоминали. Возможное участие ретикулярной формации рассматривается ниже. Ни одно из приведенных объяснений нельзя принять в качестве общего (см., например, [1989]); все они могут объяснить только отдельные случаи.

Миллер (см., например, [1742]) проанализировал еще одно возможное теоретическое объяснение. В то время как Халл считает, что различные мотивационные переменные оказывают вполне генерализованное влияние, Миллер высказал мысль, что побуждения обладают некоторыми свойствами сильных раздражителей и генерализация побуждений представляет собой некий особый случай генерализации действия раздражения. Так, если крысы, обученные пробегать по определенному пути, когда они голодны, быстрее пробегают этот путь, когда они сыты, но только что подвергались электрическому раздражению, то, согласно Миллеру, это можно объяснить генерализацией навыка, выработанного под влиянием голода, и на болевые раздражители. Поскольку внутренние состояния в этих двух случаях весьма различны, Миллер предположил, что генерализация

может быть основана на сходных состояниях мышечного напряжения, возникающих при этих двух ситуациях. Как отмечает сам Миллер, никаких убедительных экспериментов, которые могли бы решить вопрос в пользу его гипотезы или гипотезы Халла, пока еще не проведено.

Таким образом, изучение взаимосвязей между различными активностями дает основание считать, что мотивационные переменные, которые при нормальных условиях относят к одним видам активности, могут иногда влиять и на другие виды. Дополнительные примеры этого мы приведем ниже (см. разд. 9.3 и 17.7). Хотя такие случаи объясняют с помощью концепции общего побуждения, влияющего на все типы поведения, кажется сомнительным, чтобы эта концепция могла быть полезной при сколько-нибудь углубленном анализе.

9.2. ВЛИЯНИЕ НА РЕАКТИВНОСТЬ ОБЩЕГО ОБЪЕМА СЕНСОРНОЙ ИНФОРМАЦИИ

Вторая группа данных относительно общих влияний независимых переменных получена в исследованиях, показывающих, что реактивность к ряду раздражителей или выполнение точных движений меняется в зависимости от общего уровня сенсорной информации, поступающей на рецепторы. Уже давно высказывались предположения о существовании подобных явлений у насекомых, у которых простые глазки довольно часто не передают специфические сигналы, а лишь усиливают ответы на световые раздражения, воспринимаемые с помощью сложных глаз. Однако эти эффекты меняются в зависимости от интенсивности света, и их роль скорее состоит в модулировании реактивности к зрительным раздражениям в соответствии с общей интенсивностью света (см. например, [566, 1254, 1333]).

Такие эффекты, безусловно, имеют место у позвоночных. Одна группа доказательств получена в исследованиях, показывающих, что информация, в остальном явно не относящаяся к рассматриваемой реакции, может отсрочить ослабление реакции, обычно происходящее при повторном возбуждении. Одно из первых детальных исследований этого вопроса принадлежит Бирюкову [263]. Если лягушку поместить на стол, ритмически наклоняющийся каждые 5 с, животное будет делать компенсаторные движения, направленные на сохранение нормальной пространственной ориентации. Эти компенсаторные движения продолжаются в течение длительных периодов времени, не затухая. В основном эта реакция опосредована через полукружные каналы. В оптически однородном поле или в темноте реакции становятся слабее, но все еще происходят без затухания. Однако, если перерезать зрительный нерв, реакция медленно затухает. По-видимому, сигналы от сетчатки даже в темноте обеспечивают в период между двумя последовательными наклонами платформы восстановление реактивности до первоначального уровня, а при полном отсутствии таких сигналов восстановления не происходит. Подобный эффект

вызывается деафферентацией других частей тела, например перерезкой 8—10-го спинальных корешков. Проприоцепторы и экстерорецепторы, так же как и глаза, поддерживают «тонус» нейромоторного аппарата. Юэрт [671], изучая ослабление реакции ориентации на добычу у обыкновенной жабы *(Bufo bufo)*, нашел, что оптическое или тактильное раздражение, производимое между последовательными предъявлениями добычи, благоприятствует восстановлению реактивности.

Сравнимые явления можно обнаружить на физиологическом уровне. Например, Рауэлл и Хорн [2064], регистрируя импульсацию нейронов тритоцеребрума насекомых, нашли, что реакция на зрительные раздражения постепенно затухает. Однако ее можно восстановить, раздражая контралатеральные коннективы (см. также гл. 13).

В таких исследованиях рассматривается влияние различных сенсорных входов на поддержание реактивности. Еще больше работ посвящено влиянию стимуляции в сфере одной сенсорной модальности на чувствительность в другой. Чернецкий [430] нашел, что у лягушки *Rana clamitans* сгибанию лапы, вызываемому тактильным раздражением, благоприятствует подача короткого звонка непосредственно перед тактильным раздражением. Один только звук не вызывает такой реакции. Поскольку межсенсорное облегчение уменьшилось после симпатэктомии, Чернецкий предположил, что этот эффект зависит от соматического сенсорного притока, вызванного через симпатическую систему. Однако межсенсорные влияния очень сложны (обзор работ советских ученых см., например, в [1560]). В ряде работ найдено, что у людей раздражение органов слуха повышает зрительную чувствительность. Вместе с тем одни авторы наблюдали облегчающее влияние зрительного раздражения на слуховую чувствительность, а другие — тормозящее; направление влияния изменялось в зависимости от частоты звука [2200]. Таким образом, нет никаких оснований для обобщающего (в широком смысле) утверждения, что раздражение в сфере одной модальности повышает или понижает чувствительность в остальных. Кроме того, известно, что пороги чувствительности меняются не только при раздражении в сфере других сенсорных модальностей, но и в зависимости от иных аспектов состояния организма. Так, изменения кожной чувствительности у женщин связаны с менструальным циклом [1018]. У канареек кожная чувствительность повышается при введении гормонов [1073] (см. также разд. 10.1).

Рассматриваемый эффект подтверждается также и нейрофизиологическими данными. Раздражение одной сенсорной системы может привести к изменению электрических ответов на раздражение, которое в норме считается соответствующим другому отделу ЦНС (см. разд. 6.3). Например, Джерард и др. [787] нашли, что у кошек потенциалы, вызываемые в стволе головного мозга тиканьем часов, были больше, если глаза животного одновременно подвергали световому воздейст-

вию, чем в тех случаях, когда оно находилось в темноте. Регистрируя ответы одиночных клеток, Хорн [1136] показал, что на электрическую активность клеток в зрительной коре кошек влияет как освещенность сетчатки, так и раздражение кожи. При этом некоторые корковые клетки реагировали и на то и на другое раздражение одинаково; в других же клетках эти раздражения вызывали противоположные изменения. Таким образом, наблюдаемый эффект нельзя считать ни простым, ни всеобщим.

9.3. УРОВЕНЬ АКТИВАЦИИ И ОПТИМАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ СИГНАЛА НА ВХОДЕ

Случаи, которые мы рассматривали, касаются в основном влияния уровня общей стимуляции на чувствительность или реактивность организма к специфическим классам входных сигналов. Кроме того, мы должны рассмотреть влияние неспецифической стимуляции или мотивационных факторов на ряд других физиологических переменных — мышечное напряжение, электрическое сопротивление кожи, характер электрической активности мозга, частоту сердечных сокращений и т. д. Эти параметры в определенной степени коррелируют почти с любым видом активности и довольно устойчиво изменяются в одном направлении при увеличении раздражения и в противоположном при его уменьшении. У людей они оказались связанными не только с раздражением в обычном смысле слова, но также с изменениями условий, определяющих мотивацию, уровнем активности или готовности к активности, решаемой проблемой и т. п. [614].

Все эти данные навели на мысль, что неспецифические влияния внешнего раздражения, мотивационных факторов или возбуждаемой самим организмом активности вызывают состояния, которые могут быть нанесены на шкалу и образуют непрерывный ряд переходов от состояния сонливости до предельной настороженности и реактивности. Для того чтобы описать происходящие при этом изменения, были предложены такие понятия, как «настороженность» (vigilance [966]), «специфическая реакция настороженности» (specific vigilance reaction), «психологическое возбуждение» (psychological arousal) и «активация» (см., например, [253, 613, 614, 1528, 1636]), а также понятие общего побуждения.

Даффи [614] рассмотрела связи между этими понятиями. По ее мнению, различные упомянутые выше физиологические параметры можно использовать как показатели «уровня активации» организма, который создается либо раздражителями или другими экстраневральными воздействиями, либо умственной деятельностью. Этот «уровень активации», как предполагается, связан со скоростью освобождения энергии при процессах обмена в тканях. Неадекватность измерения общего обмена веществ для определения уровня активации связывают с влиянием местных резервов энергии, имеющихся в организме. «Активация», оцениваемая с помощью различных упомяну-

тых выше физиологических показателей, связана со временем реакции, скоростью движения, интенсивностью реакции или ее распространением на разные системы и с различными другими параметрами ее выполнения; хорошо известным примером служит усиление коленного рефлекса при сжимании кулака.

Понятие «уровень активации» субъективно весьма привлекательно, но, как и для многих других понятий, используемых при изучении поведения, следует установить пределы его применимости. Это понятие может быть полезным в целом ряде ситуаций, но при условии, чтобы различные показатели, с помощью которых оценивается уровень активации, хорошо коррелировали друг с другом. На самом же деле такой корреляции нет. Лейси [1430] приводит многочисленные данные, свидетельствующие о том, что существует целый ряд способов (в том числе фармакологические воздействия и локальные повреждения ЦНС), с помощью которых можно добиться полной диссоциации различных показателей активации, поведенческих, вегетативных или электрокортикальных. Например, у атропинизированных собак электрическая активность коры, характерная для сна, сочетается с выраженной реакцией активации в поведении [2600]. Фельдман и Уоллер [691] показали, что у кошек с двусторонними повреждениями задних отделов гипоталамуса не удается вызвать поведенческие реакции, соответствующие активации, хотя у них легко вызвать десинхронизацию активности коры (физиологический показатель активации). Обратный эффект можно частично вызвать с помощью двустороннего повреждения ретикулярной системы среднего мозга. Эти и другие исследования показывают, что различные показатели активации (вегетативные, электрокортикальные и поведенческие) можно разделить экспериментальным путем.

Подобное расхождение между этими показателями выявляется и при испытаниях на людях, в которых не применяли фармакологических или каких-либо иных экспериментальных вмешательств. В действительности, как указывает Даффи, даже корреляция между соматическими показателями активации не всегда высока. Частично это происходит потому, что реакция на любую отдельную стимульную ситуацию почти всегда видоизменена в соответствии с требованиями именно данной ситуации. Так, Лейси и др. [1431] показали, что характер изменения частоты сердечных сокращений у испытуемых и кожно-гальваническая реакция зависят от условий экспериментальной ситуации. По их данным, частота сердечных сокращений повышается при решении задач, требующих «отключения» от информации, поступающей из окружающей среды (например, при решении «в уме» арифметических задач), и понижается при решении задач, в которых такая информация нужна (например, если требуется описать только цвет или характер предъявляемых световых вспышек), тогда как кожно-гальваническая реакция усиливается в обоих случаях Лейси [1430] ссылается на ряд других исследований, приводящих к такой же точке зрения (см., например, [88, 1636, 1637], а также [2628]), и предла-

гает объяснять отсутствие корреляции между частотой сердечных сокращений и кожно-гальванической реакцией, подтверждаемое физиологическими данными, существованием обратной связи между сердечно-сосудистой системой и кортикальной активностью (см. также [711]).

Брэйди и др. [315], используя несколько иной подход, регистрировали различные вегетативные показатели у макак-резусов во время выработки эмоционального условного рефлекса с помощью электрического раздражения задних конечностей. Выработку и угашение реакции определяли по частоте нажатий на рычаг, подкрепляемых пищей. Первоначально выработка рефлекса сопровождалась понижением как частоты сердечных сокращений, так и артериального давления, но на более поздних стадиях возник обратный эффект.

Направление реакции на раздражитель может зависеть от состояния организма перед раздражением. Бриджер [325] исследовал изменение частоты сердечных сокращений, возникающее у новорожденных детей при обдувании воздухом. У любого ребенка такое обдувание могло вызвать повышение частоты пульса, если первоначально она была низкой, и понижение, если она была высокой.

Таким образом, ясно, что процессы активации многомерны; корреляция между показателями, подчеркиваемая Даффи, частично обусловлена ограниченностью числа изученных ситуаций. При попытках измерять активацию по линейной шкале упускается из виду качественное разнообразие; эта концепция полезна только до тех пор, пока зависимые переменные коррелируют между собой, т. е. при рассмотрении лишь очень ограниченных групп ситуаций.

Обсуждая недавно эту проблему, Берлайн [235] пришел к выводу, что корреляция между различными показателями активации несовершенна. Но он полагает, что отсутствие полной корреляции не имеет значения до тех пор, пока активация рассматривается только как некий параметр, а не как процесс в центральной нервной системе. Берлайн считает стремление к особой точности в отношении параметров активации временным, поскольку мы пока находимся на таком уровне, где речь может идти лишь о порядке величин. Поэтому он рассматривает понятие активации примерно с тех же позиций, с каких мы рассматривали понятие побуждения, т. е. считает, что это понятие может быть полезным на предварительных этапах анализа, но что его применимость ограниченна. Безусловно, многие исследователи поведения, которые считают понятие активации полезным, используют его только при качественном или на самых первых этапах количественного анализа. Например, Мейсон [1671] использовал это понятие для сопоставления своих наблюдений по общественному поведению и играм у шимпанзе. Но вопрос о том, насколько это понятие будет полезным при переходе на более высокие уровни анализа, остается открытым.

Итак, главная трудность, связанная с применением понятия «уровень активации», зависит от степени расхождения между отдельными

показателями активации. Это препятствие становится все более серьезным при углублении анализа. О второй трудности говорят результаты экспериментов, в которых общее поступление сенсорной информации выходило за пределы обычных экспериментальных условий. В большей части таких исследований, проводившихся на человеке, поступление информации резко снижали. Обычно испытуемых заключали в звуконепроницаемые и звукопоглощающие камеры, на руки им надевали перчатки, чтобы снизить тактильную стимуляцию, и ограничивали их движения (условия сенсорной изоляции). В других опытах испытуемых помещали в условия (например, надевая на них полупрозрачные очки), в которых раздражение, попадающее на рецепторы, не изменялось количественно, но было лишено пространственно-временно́й структуры (перцептивная изоляция). У испытуемых, помещенных в такие условия на несколько дней или даже несколько часов, наблюдаются нарушения в выполнении целого ряда интеллектуальных, перцептивных, ориентационных и физиологических тестов. Эти нарушения часто сопровождаются галлюцинациями и грезами, при которых связное мышление затрудняется. Иногда испытуемые реагируют на понижение сенсорного притока повышением «активации» (выявляемым по указанным выше физиологическим показателям) [250, 2249]. Таким образом, возможно, что связь между сенсорным притоком и «уровнем активации» не так проста.

Такие исследования показали, что при снижении общего сенсорного притока ниже известного уровня или при упрощении его пространственно-временной структуры происходит дезинтеграция нормального поведения. Однако было бы преждевременным делать вывод, что подобная дезинтеграция является просто следствием количественного изменения сенсорного притока. Пока нельзя даже утверждать, что в условиях сенсорной изоляции по афферентным волокнам проходит меньше импульсов, так как, например, в сетчатке кошки частота разрядов в некоторых клетках при свете выше, чем в темноте, в других — наоборот, а в третьих не происходит никаких изменений (см. разд. 5.4). Кроме того, есть основания считать (см. также гл. 5 и 20), что интегрированность поведения требует наличия постоянных связей между различными типами сенсорных притоков. Возможно, что бо́льшая часть нарушений в поведении, сопровождающих сенсорную и перцептивную изоляцию, обусловлена скорее отсутствием этих связей, чем количественным уменьшением сенсорного притока [2159].

Следовательно, применимость концепции «уровень активации» ограниченна. Кроме того, ее, подобно другим аналогичным понятиям, нередко смешивают с понятием «общего побуждения (см., например, [357], а также [235]). Но такая замена понятий прежде всего не вполне согласуется с экспериментальным материалом; например, лишение пищи и воды, которое должно способствовать *повышению* общего побуждения, сопровождается *понижением* частоты сердечных сокращений и наоборот [1873]. И, что еще более важно, в любой такой аргу-

ментации недостает некоторых звеньев. Данные, на которых Даффи основывает свою концепцию «уровня активации», направлены главным образом на то, чтобы показать, что многие различные мотивационные переменные имеют ряд общих следствий. Это совсем не равнозначно утверждению, что они отражают некое общее состояние, являющееся причиной всех возможных видов активности.

Лат [1466, 1469] предложил два типа данных, показывающих области действительно полезного применения концепций общих факторов или состояний, влияющих на целый ряд видов активности. Первая группа данных получена при изучении индивидуальных различий. У крыс с повышенной исследовательской активностью наблюдаются более интенсивные реакции и в ряде других ситуаций (например, при пищевом поведении, защите, половой активности, гигиеническом поведении и т. п.). Таким образом, можно допустить существование какого-то общего фактора, связанного со всеми этими видами активности. Этот фактор находится под генетическим контролем и, кроме того, подвержен временным или постоянным изменениям под влиянием диеты или гормональных влияний, а также временным влияниям экстерорецептивных воздействий. Вторая группа данных основана на корреляции между разными типами поведения и определенным физиологическим показателем. С помощью регистратора активности у крыс наблюдали различные формы обычного поведения, например стойку на задних лапах, перебежки, обнюхивание, «гигиеническое» поведение, усаживание, сон (рис. 88). Путем дифференциальной оценки разных видов активности был выработан некий «показатель поведения», который оказался зависимым от тета-активности гиппокампа (рис. 89) (хотя, конечно, это еще не говорит о направлении причинно-следственной связи). Исходя из этих данных, Лат постулировал «уровень неспецифической возбудимости», который влияет на интенсивность всех типов поведения. Следует еще раз подчеркнуть, что это отнюдь не равнозначно утверждению, будто все независимые переменные, которые влияют на интенсивность какого-либо одного вида активности, влияют и на интенсивности всех прочих.

Несмотря на все эти недостатки, такие понятия, как «уровень активации», позволяют особенно подчеркнуть возможность того, что для реактивности и эффективности выполнения реакции имеются оптимальные пределы сенсорного притока. С этой точки зрения зависимость между качеством осуществления реакции и активацией выражается кривой, имеющей форму перевернутой латинской буквы U [614, 975, 1495, 2126]. До сих пор нас интересовали данные, относящиеся к восходящей ветви этой кривой,— увеличение зависимых переменных или улучшение выполнения реакции было связано с увеличением сенсорного притока. Какие же данные говорят об ухудшении выполнения реакции при дальнейшем увеличении сенсорного притока?

Частично это следует из нашего повседневного опыта. Многие аспекты нашего поведения обусловлены тенденцией к поиску уме-

ренно высоких уровней стимуляции (для увеселительных мероприятий этот факт имеет большое значение) [973]. Уровень искомой стимуляции может быть либо умеренно высоким, либо быстро ослабевающим. Очень интенсивная стимуляция воспринимается как неприятная, и действия реципиента при этих условиях нарушаются, как это бывает на поле боя [1664] или при несчастных случаях [2437]. Кроме того, получены экспериментальные данные о том, что сенсорная перегрузка, получающаяся в результате интенсивного притока

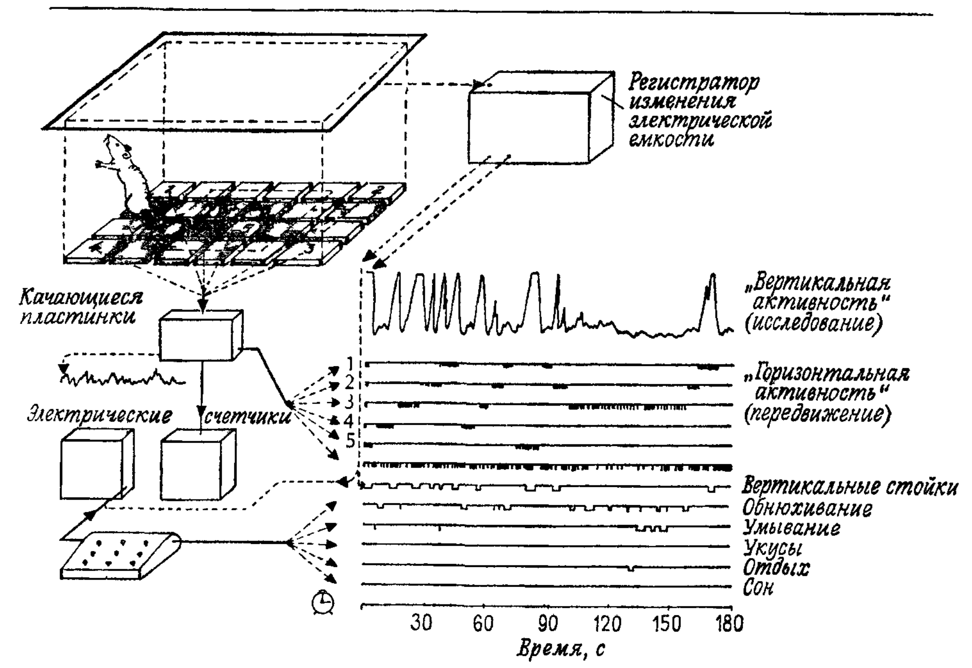


Рис. 88. Аппарат для регистрации активности у крыс [1469].

Перемещения в горизонтальной плоскости записываются с помощью «качающихся пластинок», которые дают возможность фиксировать место, интенсивность и продолжительность перемещений, ритмических движений царапания и т. п. Автоматически регистрируются также такие виды активности, как стойка на задних лапах и даже простое поднимание головы («вертикальная активность»). Все остальные типы поведения регистрируются при помощи самописцев с ручным управлением.

информации по многим каналам, может привести к ухудшению выполнения реакций и резко аномальным мотивационным состояниям (Линдсли, цит. по [2249]).

Данные, подтверждающие ∩-образный характер кривой зависимости между мотивационными факторами и выполнением реакций, получены также в исследованиях на животных. Различные показатели выполнения (например, частота нажатий на рычаг в камере Скиннера при пищевом подкреплении) связаны нелинейной зависимостью

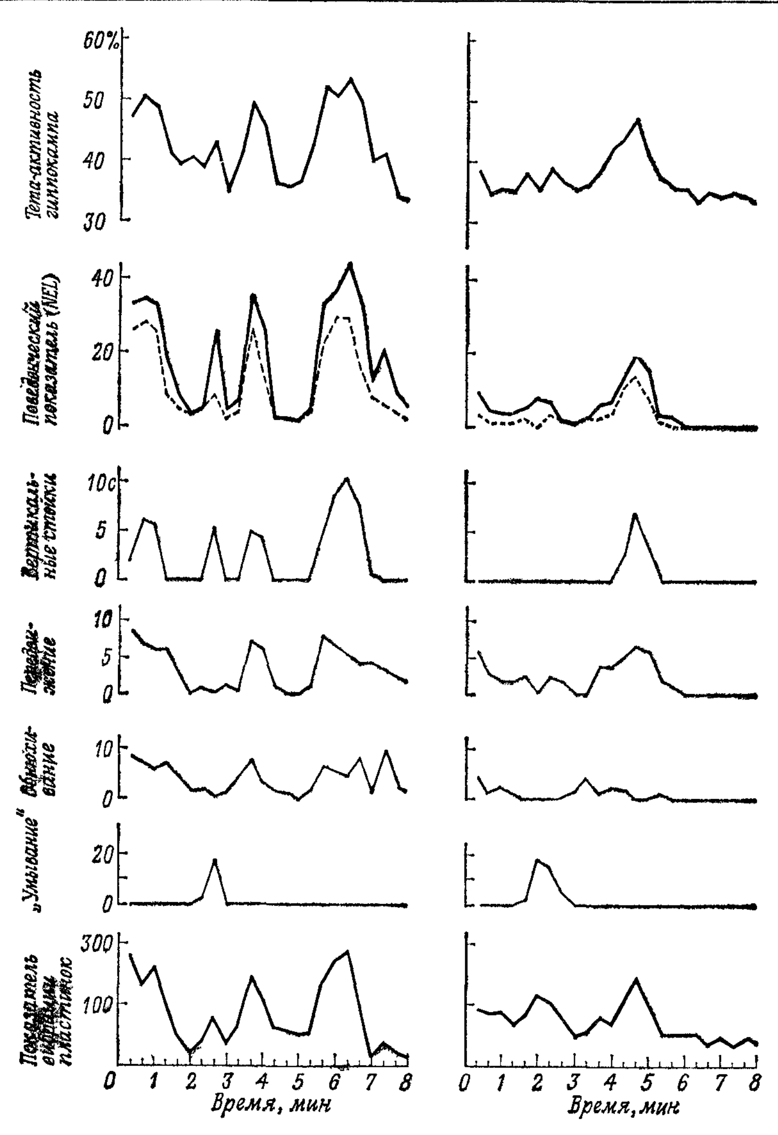


Рис. 89. Корреляции между уровнем «неспецифической возбудимости» (NEL, по Лату), определяемым по поведению и по тета-активности гиппокампа [1469].

Слева и справа показаны результаты различных опытов на одной и той же крысе. Продолжительность указанных реакций в последовательные 20-секундные интервалы отложена по оси ординат. Эти значения приведены в единой шкале ординат, и сумма средних взвешенных значений составляет NEL. Прерывистой линией показана сумма вертикальной активности и число пересечений квадратов.

с длительностью голодания. У крыс скорость повышается при увеличении периода голодания примерно до 24 ч, а затем вновь падает. Беленджер и Фельдман [221] оспаривают распространенное мнение о том, что этот спад вызван истощением, и высказывают предположение, что он вызывается снижением эффективности при переходе «активации» через определенный уровень.

Влияние сильных мотивационных факторов меняется в зависимости от сложности задачи. Бродхерст [333] поставил опыт, в котором крыс, погруженных в воду, заставляли различать яркость света. Крыс удерживали под водой от 0 до 8 с, а затем давали им возможность проплыть через Т-образный лабиринт. Если крыса делала правильный поворот, она могла вынырнуть на поверхность и начать дышать. Для легких задач длительность погружения перед возможностью плыть мало влияла на выполнение реакции, но трудные задачи крысы выполняли лучше, если их предварительно погружали в воду на 2 с, а не на 0, 4 или 8 с (см. разд. 9.4).

Такие исследования также в какой-то степени подтверждают «правило Йеркса — Додсона», согласно которому оптимальный уровень мотивации для обучения решению какой-либо задачи понижается с повышением сложности этой задачи. Хотя это правило полезно в качестве эмпирического обобщения, его слишком часто понимали в том смысле, что при разных типах мотивации вредное влияние, которое оказывает на выполнение реакции выход за пределы оптимума, имеет во всех случаях сходные механизмы. На самом же деле эти эффекты могут иметь различное происхождение; так, в случае голода они, вероятно, обусловлены слишком сильной реакцией, а в случае шока или нехватки воздуха — конкурирующими эмоциональными реакциями (см. [292]).

Еще одна группа данных, свидетельствующих о существовании некоторого оптимального уровня сенсорного притока, получена в исследованиях, в которых животным давали возможность производить электрическое самораздражение мозга с помощью выполнения соответствующей оперантной задачи. Олдс (см., например, [1876, 1878]) показал, что крысы нажимают на рычаг, чтобы произвести электрическое самораздражение через электроды, хронически вживленные в определенные участки мозга («центры удовольствия»). Электрическое раздражение других участков («центры наказания»), напротив, вызывает неприятные ощущения. В некоторых участках обнаружены оба эффекта; это выражается, например, в том, что подопытные животные попеременно включают и выключают раздражение или же стремятся включить раздражение и в то же время избежать серии непрерывно поступающих импульсов [305, 1091, 1941, 2022]. Рейнольдс [1996] нашел, что частота, с которой крысы нажимают на рычаг, изменяется как $\cap$-образная функция электрического напряжения: с увеличением интенсивности раздражения частота нажатий на рычаг увеличивается до некоторого максимума, а затем снижается. Результатами этих экспериментов не следует пренебрегать, так как значительные раз-

личия в величине входного напряжения или в продолжительности серии импульсов могут привести к качественным изменениям в физиологической природе раздражителя. Изменяя продолжительность серии при неизменной силе тока, Прескотт [1954] показал, что крысы регулируют частоту реакций таким образом, чтобы получать более или менее постоянное количество электричества. Кроме того, оказалось, что более длительные серии импульсов, чем те, которые выбирает сама крыса, могут все еще не вызывать у нее неприятных ощущений [1314].

Частота нажатий на рычаг в опытах с самораздражением мозга повышается при голодании [314, 817]. Кроме того, она положительно коррелирует с колебаниями активности на протяжении суточного и эстрального циклов [1955, 1956]. Это плохо согласуется с гипотезой о том, что крысы регулируют частоту нажатия на педаль таким образом, чтобы получать *постоянный* и притом оптимальный сенсорный приток. Прескотт показал, что изменения частоты нажатий при самораздражении мозга не являются артефактами, связанными с эстральными или суточными циклами активности, а отражают коррелятивные изменения в подкрепляющих свойствах электрического раздражения. Можно предположить, что изменение в мотивационном состоянии включает изменение в оптимальном уровне сенсорного притока, т. е. того сенсорного притока (специфического или общего), ради которого животное производит действия. Подобная же гипотеза может быть предложена для того, чтобы объяснить и некоторые результаты экспериментов, в которых нажатие на педаль подкреплялось включением света (см. гл. 24).

Предположение о том, что животное стремится найти такой оптимальный уровень входа, который вырьирует с изменением его физиологического состояния, подтверждается и экспериментами другого рода. Один из способов, которым животное может регулировать сенсорный приток, является изменение его общей активности. Хорошо известно, что для крыс возможность побегать во вращающемся колесе служит подкреплением; при этом оказывается, что уровень суммарной суточной активности в колесе может быть различным [1287]. Эта суммарная активность изменяется в зависимости от мотивационного состояния, например в разные периоды эстрального цикла (Рихтер, цит. по Мунну [1820]). Каванау [1305], работая с хомячками (*Peromyscus crinitus*), показал, что уровень активности, измеряемый по использованию колеса, варьирует в зависимости от мотивационного состояния в данный момент. Хомячков можно обучить нажимать на педаль, управляющую колесом; при этом либо отключается стопор, не дающий возможности колесу вращаться, либо включается или выключается вращающий его мотор. Оказалось, что общий характер спонтанной активности при свободном ходе колеса сохраняется и в том случае, когда для управления колесом необходима инструментальная реакция независимо от того, чем управляет эта реакция — мотором, приводящим в движение колесо, или стопором свободно

движущегося колеса. Однако хомячки отказываются бегать в колесе с приводом, когда мотор включает экспериментатор. Если животных перед этим научили выключать и включать мотор, то они останавливают колесо, если оно было включено экспериментатором, и, наоборот, запускают колесо, если оно было выключено. Таким образом, они сопротивляются любому изменению активности, навязываемому извне.

Если имеется оптимальный уровень сенсорного притока, то мы можем ожидать, что существуют механизмы, управляющие как уровнем этого притока, так и связанными с ним центральными процессами. Некоторые из экспериментов, о которых мы говорили в предшествующих разделах, показывают, что слишком интенсивный сенсорный приток может быть неприятен животному; в связи с этим было высказано предположение о наличии в центральной нервной системе механизма, тормозящего «активацию», хотя данных для этого пока не много [234, 534].

Итак, имеющиеся данные ясно показывают, что поведенческие реакции становятся неэффективными, если уровень сенсорного притока выходит за известные пределы. Однако связанные с этим механизмы далеко не ясны. Нарушение функций, сопровождающее низкий уровень сенсорного притока, совсем не обязательно обусловлено недостаточной «активацией», так как показатели активации могут быть высокими. И в самом деле, во многих случаях действующим фактором может быть не низкий общий уровень сенсорного притока, а отсутствие упорядоченных связей между движением и результирующей обратной связью (гл. 20). Точно так же влияние слишком сильного раздражения может быть обусловлено побочными реакциями, отвлечением внимания (см. разд. 6.3) и т. п. Более того, хотя для нормального функционирования требуется, чтобы уровень сенсорного притока не выходил за известные пределы, надежных данных, показывающих, что в этих пределах повышение сенсорного притока любого типа непременно повысит интенсивность поведения, довольно мало: интенсивность любого типа поведения в основном зависит от факторов, специфичных именно для данного поведения. Наконец, поскольку животные имеют «предпочитаемый уровень» для многих видов экстерорецептивного и проприоцептивного входа, дополнительные мотивационные факторы, такие, как голод, которые, казалось бы, повышают уровень активации или общего побуждения, на самом деле могут повышать количество искомого раздражения. Согласно гипотезе о том, что животное ищет оптимальный уровень общего сенсорного притока, следовало бы предположить, что эти факторы будут вызывать какое-то компенсаторное понижение. Практически же предпочитаемый уровень сенсорного притока (специфического или «общего»), видимо, варьирует в зависимости от мотивационного состояния.

9.4. РЕТИКУЛЯРНАЯ СИСТЕМА

В последние годы благодаря изучению восходящей ретикулярной активирующей системы и диффузной таламо-кортикальной проекционной системы у млекопитающих вопрос о роли общего сенсорного притока в определении реактивности и эффективности выполнения реакции вновь оказался в центре внимания исследователей. Эти системы включают диффузные сети нервных клеток с короткими отростками, проходящие от низших отделов мозга до таламуса. Их функция заключается в поддержании реакций активации (корти-

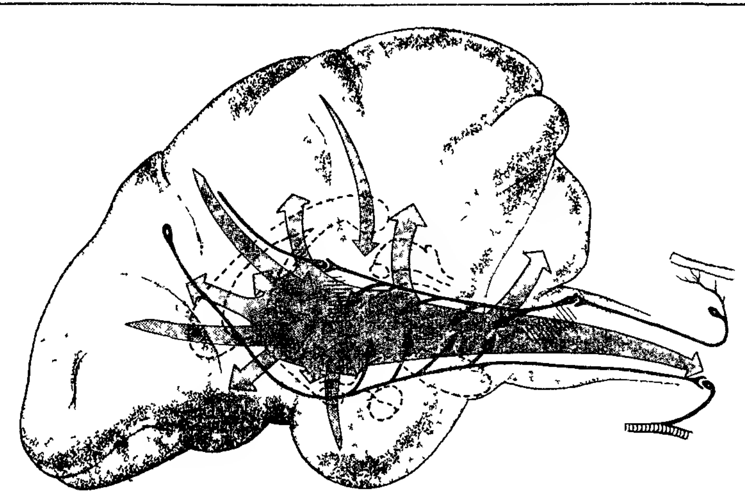


Рис. 90. Схематическое изображение связей ретикулярной формации [2645]

Тонкими стрелками обозначены отходящие в ретикулярную формацию коллатерали сенсорных и двигательных проводящих путей Толстые стрелки, направленные к ретикулярной формации, обозначают кортикофугальные влияния Толстые стрелки, идущие из ретикулярной формации, обозначают ее восходящие влияния на кору и мозжечок, а также ее нисходящие влияния на двигательные механизмы и (стрелки со штриховкой) на центральные сенсорные реле

кальных и поведенческих) (см. разд. 9.3) при передаче общего сенсорного притока в кору (см., например, [1263, 1527, 1529, 1799, 2645]).

Проходя через ствол мозга, главные сенсорные пути отдают коллатерали этим системам, которые в свою очередь имеют диффузные проекции в коре (рис. 90). Ряд данных указывает, что активность в любой сенсорной системе, помимо активации участка специфической кортикальной проекции, оказывает также диффузное действие на кору. Так, электрическое раздражение ретикулярной формации у животного, находящегося в состоянии неглубокого сна или поверхностного наркоза, может вызвать реакцию активации, определяемую как по изменению в ЭЭГ (от синхронизированных медленных волн,

характерных для таких состояний, к низкоамплитудным быстрым волнам), так и по поведению; сравнимая реакция активации может быть вызвана сенсорным раздражением. (Как и следовало ожидать, ответ коры на электрическое раздражение ретикулярной системы несколько отличается от ответа на раздражение специфических сенсорных ядер, например по конфигурации корковых потенциалов при послойном отведении [1262].) Разрушение восходящей ретикулярной системы или барбитуратный наркоз приводит к прекращению поведенческих реакций в ответ на внешнее раздражение. Главные сенсорные пути могут по-прежнему передавать информацию в кору, но восприятия или различения не происходит. При раздражении любого периферического нерва возникают вызванные потенциалы по всей ретикулярной формации. Бóльшая часть ее элементов активируется при самых разнообразных видах сенсорного притока, хотя имеются также данные, свидетельствующие о некоторой специфичности (см. ниже).

Таким образом, активация в поведении, активация коры (отраженная в ЭЭГ) и ретикулярная активность обычно наблюдаются одновременно, и имеется множество свидетельств того, что кортикальная «реакция пробуждения», возникшая благодаря активности в ретикулярной формации, является необходимым условием возникновения поведенческой реакции на раздражитель. Имеются также данные, которые указывают, что ретикулярная активность может повысить реактивность животного. Например, Линдсли в экспериментах на кошках (см., например, [1529]) предъявлял пару световых вспышек, разделенных интервалами 50 мс; в коре на каждую пару вспышек возникал лишь одиночный вызванный потенциал. Однако если предъявление вспышек сопровождалось электрическим раздражением ретикулярной формации, то в коре стали возникать отдельные ответы на каждую вспышку. Этот эффект сохранялся в течение примерно 10 с после прекращения раздражения ретикулярной формации.

Однако, как мы уже видели, иногда имеется расхождение между физиологическими «реакциями пробуждения» и поведением. Кроме того, зависимость между уровнем сенсорного притока в ретикулярную формацию и активностью коры не является простой. Сильное электрическое раздражение ретикулярной формации вызывает не только «реакцию пробуждения», но также и явное беспокойство, реакции страха и бегства. Хотя умеренная активность ретикулярной формации способствует функционированию коры, очень высокий уровень активности в стволе мозга понижает чувствительность (см., например, [1527]). Так, Фастер [757] нашел, что, хотя при легком раздражении среднего мозга у обезьян улучшалось тахистоскопическое восприятие, усиление раздражителя могло привести к противоположному эффекту (см. также [2624]). Раздражение самой ретикулярной формации может оказывать как облегчающие, так и тормозные влияния на ответы кортикальных клеток (см., например, [18]).

Ретикулярная формация получает сигналы не только от главных сенсорных путей, но также из коры, лимбической системы, базальных ганглиев и мозжечка. Так, у обезьян при электрическом раздражении коры могут возникать ответы в ретикулярной системе; эта реактивность носит в основном диффузный характер, но имеются некоторые данные о ее специфичности. Локальное раздражение коры благодаря его воздействию на ретикулярную систему может привести к активации всей коры.

На ретикулярную систему оказывает влияние и гормональный статус животного. Сойер (цит. по Деллу [535]) изучал влияние инъекций эстрогена и прогестерона на порог электрического раздражения ретикулярной формации у самок кроликов, используя в качестве критерия корковую «реакцию пробуждения». Сойер наблюдал снижение порога на 10% по сравнению с первоначальной величиной при появлении характерного для эструса поведения. Таким образом, создается впечатление, что определенные гормоны, действуя через ретикулярную систему ствола мозга, могут влиять на реактивность коры.

Сигналы из ретикулярной системы поступают не только в кору больших полушарий, но и в кору мозжечка, ствол мозга и спинной мозг. Эти сигналы оказывают облегчающие и тормозные воздействия на поток эфферентных импульсов. Ростральные отделы ретикулярной формации усиливают спинальные рефлексы и произвольные движения, а каудальные отделы оказывают тормозное влияние. Например, у кошки реакция отдергивания лапы от металлической пластинки при ударе электрическим током ускоряется, если увеличивать сенсорный приток или производить непосредственное раздражение ретикулярной системы [1232].

Хотя прежде считали, что ретикулярная система лишена какой бы то ни было специфичности, уже накапливаются данные о наличии в ней дифференциации. Например, некоторые ее клетки обладают реактивностью к одним раздражениям и не отвечают на сигналы других модальностей. Кроме того, передняя часть, расположенная в таламусе, имеет более сложную структуру, чем остальные, и ядра в ней соединены со специфическими участками коры (см., например, [1261]). Связи между корковыми и подкорковыми структурами явно очень сложны, и корковая «реакция пробуждения» представляет собой, вероятно, грубое проявление одной из функций этой системы (ср. разд. 6.3). Аморфное строение ретикулярной системы с ее обширными и диффузными связями между нейронами чрезвычайно затрудняет идентификацию ее отдельных функциональных комплексов. В этом плане весьма многообещающими являются исследования с применением химических веществ, избирательной чувствительностью к которым обладает эта формация (см., например, [872, 873]). Ливингстон и др. [1551] описали роль ретикулярной системы как «посредника» между всеми частями нервной системы.

Хотя осознание важности ретикулярной формации привело к тому, что мы стали гораздо лучше понимать деятельность мозга, это

пока еще не дает нам возможности решить проблему мотивации. Кажущееся неспецифичным действие ретикулярной формации часто приводилось в качестве подтверждения концепции общего побуждения (см., например, [975]), но имеющиеся в настоящее время данные не позволяют принять эту концепцию. Имеются убедительные свидетельства в пользу того, что ретикулярная формация влияет на сенсорно-перцептивные механизмы и время реакции и что функционально интегрированное поведение возможно лишь в том случае, если активность этой системы не выходит за известные пределы. Но пока еще нет никаких удовлетворительных данных о том, что повышение активности ретикулярной формации внутри этих пределов приводит к повышению интенсивности или частоты появления специфических поведенческих актов. Можно лишь утверждать, что любые неспецифические аспекты функционирования ретикулярной формации не противоречат теории общего побуждения, но это еще не означает, что она необходима для их объяснения. Другое предположение, состоящее в том, что ретикулярная формация действует как гомеостат, регулирующий связи между входом и выходом [1528], также еще не нашло подтверждения. Роль ретикулярной формации в контролировании сенсорного притока все еще остается невыясненной (см. гл. 6).

9.5. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ОБ ОБЩЕМ И СПЕЦИФИЧЕСКОМ ВЛИЯНИЯХ СЕНСОРНОГО ВХОДА И МОТИВАЦИОННЫХ ФАКТОРОВ

В заключение следует сказать, что имеются четкие данные о том, что правильная интеграция поведения требует, чтобы уровень упорядоченного сенсорного притока не выходил за известные пределы. Вместе с тем нет никаких явных доказательств того, что на интенсивность поведения влияют в равной мере все мотивационные факторы и действующее в данный момент раздражение, как того требует гипотеза общего побуждения. На основании тех данных, которыми мы располагаем, резонно предположить, что в известных пределах интенсивность любого данного типа поведения зависит только от мотивационных факторов, более или менее специфичных для этого поведения, и что другие факторы имеют относительно небольшое значение. Насколько общим или специфическим может быть влияние любого специфического стимула или мотивационного состояния, можно установить только опытным путем.

9.6. ВЫВОДЫ

1. Бóльшая часть факторов, влияющих на поведение животных, имеет ограниченную сферу действия; они влияют лишь на какие-то определенные типы поведения, не затрагивая других. Однако есть данные, свидетельствующие о наличии и более общих эффектов. Некоторые теоретики используют концепции побуждений, специфичных для отдельных типов поведения, другие же постулируют «общее

побуждение», которое, как предполагается, «активирует» все типы поведения, имеющиеся в репертуаре животного.

2. Некоторые данные, полученные при исследовании взаимосвязей между голодом, жаждой, страхом и половым поведением, говорят о том, что их можно было бы описать с помощью «общего побуждения», но в большинстве случаев возможны и альтернативные объяснения.

3. Разные виды сенсорной информации, поступающие в организм, взаимодействуют между собой.

4. Изменения различных физиологических показателей (например, электрическое сопротивление кожи, частота сердечных сокращений) коррелируют со многими видами активности и могут быть использованы как показатели «уровня активации» животного. Применимость этой концепции ограниченна, так как во многих случаях корреляция между различными показателями невысока.

5. Понятие «уровень активации» не всегда соответствует понятию «общее побуждение».

6. Целый ряд различных данных показывает, что если сенсорный приток выходит за известные пределы, это приводит к ухудшению реактивности организма и нарушениям выполнения выработанных реакций. Животное ведет себя таким образом, чтобы сенсорный приток оставался в этих пределах.

7. Мотивационные факторы могут оказывать влияние на уровень раздражения, при котором у животного можно вызвать выработанную реакцию.

8. Ретикулярная формация ствола мозга оказывает общее влияние на поведение, и для функционирования других частей мозга необходимо, чтобы активность ретикулярной формации оставалась в известных пределах. Однако данные, полученные при исследовании этой системы, можно объяснить, не прибегая к теории общего побуждения.

ГЛАВА 10

ВЛИЯНИЕ ГОРМОНОВ И РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

В этой главе мы не будем касаться вопроса о побуждениях (см. гл. 8 и 9), а рассмотрим две категории независимых переменных, которые могут быть описаны как «мотивационные факторы» (см. гл. 8), а именно гормоны и раздражители. Мы ограничимся обсуждением данных, касающихся обычно изучаемых видов активности (пищевого и питьевого поведения и различных аспектов репродуктивного поведения). Вопрос об общности принципов мотивации этих и других видов активности мы рассмотрим позже (гл. 15).

10.1. ГОРМОНЫ

В большинстве работ по влиянию гормонов на поведение рассматривается репродуктивное поведение, и в этом случае проблема определена наиболее четко.

О влиянии гормонов на репродуктивную активность позвоночных говорят следующие факты [184, 2662].

1. Появление репродуктивной активности коррелирует с увеличением эндокринных желез и усилением их секреторной активности. У многих животных, размножающихся в определенное время года, как раз в период репродуктивной активности происходит увеличение половых желез и определенные клетки начинают выделять секрет. Буллог [375] показал, что проявление различных элементов репродуктивного поведения у скворца *(Sturnus vulgaris)* связано с увеличением половых желез в начале года — обычно птицы этого вида размножаются весной. В Великобритании гнездятся две расы скворцов. У представителей одной из них (оседлой) половые железы развиваются не только весной, но и осенью, что также связано с увеличением половой активности. У другой расы, которая осенью улетает далеко на юг, осеннего развития половых желез не происходит и соответственно отсутствует половая активность в это время года.

2. Частота и интенсивность полового поведения после гонадэктомии уменьшается. Однако скорость этого уменьшения значительно различается у разных видов.

3. Инъекции или имплантация определенных гормональных препаратов повышают частоту репродуктивных реакций. Нобль и Цитрин [1861] показали, например, что у цыплят-самцов после инъекции пропионата тестостерона отмечаются формы поведения, характерные для полового поведения взрослых петухов (кукареканье, спаривание

и т. д.), а цыплята-самки после инъекции эстрогена начинают принимать позу «подставления». Подобные же данные были получены для млекопитающих. Кастрированные неполовозрелые самцы крыс не проявляют полового поведения, однако после введения андрогенов это поведение восстанавливается. Точно так же у кастрированных самок крыс после введения эстрогена и прогестерона восстанавливается готовность к спариванию. Множество аналогичных данных можно найти в обзорах Бича [184], Эйснера [644], Гула [878], Лермана [1482], Янга [2662] и других.

В общем у высших позвоночных половое поведение, характерное для самцов, вызывается андрогенами, а половое поведение, характерное для самок,— эстрогенами и прогестагенами (порознь или в сочетании друг с другом). Однако, возможно, из-за того что все эти гормоны представляют собой стероиды очень сходного химического строения, не всегда легко определить различие в их действии. Так, в некоторых условиях эстрогены могут активировать компоненты самцового поведения у самцов и у самок и в то же время вызывать нормальное половое поведение у самок (см., например, [184, 2654]), а андрогены играют определенную роль в проявлении нормального полового поведения у самок (см. ниже). Обобщения, справедливые для всех позвоночных сделать в данном случае трудно, так как у некоторых животных половое и агрессивное поведение, точно так же как и родительское поведение, находятся под непосредственным влиянием гормонов гипофиза (см., например, [71]). Нельзя сделать даже четких обобщений относительно того, какие формы поведения находятся под гормональным контролем, а какие — нет. Например, у мышей многие реакции на детенышей, характерные для самок, одинаково легко вызвать у впервые рожавших самок, впервые беременных самок, девственных взрослых самок, взрослых самцов, видевших, как самки ухаживают за детенышами, и у взрослых самцов, вообще не имеющих соответствующего опыта. Таким образом, трудно предположить, чтобы существенная роль в контроле этих реакций принадлежала различию в гормональном состоянии животных [226, 1477, 1862]. Недавно Розенблатт [2043] показал, что детеныши крыс вызывают родительское поведение у небеременных, овариэктомированных и гипофизэктомированных самок, а также у интактных и кастрированных самцов. Как правило, материнское поведение легче вызвать у недавно родивших самок грызунов, чем у девственных самок или у самцов (см., например, [1999, 2065]).

Гормоны влияют на поведение различными путями. Здесь мы не будем касаться общего влияния гормонов на рост и метаболические процессы, а рассмотрим 6 возможных механизмов, посредством которых гормоны могут влиять на поведение. Четыре из них выделены Лешли [1457].

Гормональное влияние на развитие нервной системы

Один из механизмов действия гормонов, предложенный Лешли, заключается в их влиянии на развитие нервных связей. Как мы увидим позже (гл. 22), половые гормоны действительно оказывают глубокое влияние на развитие нервной системы на поздних этапах эмбриогенеза ([2660] и работы, рассмотренные в разд. 22.5).Однако данных, которые указывали бы на то, что развитие новых нервных связей под влиянием гормонов является фактором, определяющим изменение в поведении у половозрелых животных, очень мало. Так, показано, что у самцов хомячков, кастрированных и адреналэктомированных до наступления половой зрелости, проявляются тем не менее некоторые элементы поведения при спаривании. Это говорит по крайней мере о том, что соответствующие сенсо-моторные механизмы могут развиваться независимо от повышающегося к этому времени уровня андрогенов [2506]. Аналогичным образом кастрация неполовозрелых самцов голубей не полностью препятствует развитию поведения при спаривании (Карпентер, по [186]; см. также [2164]).

Периферические влияния

В некоторых случаях гормоны влияют на поведение, вызывая изменения в периферических органах, от которых сенсорная информация поступает в центральную нервную систему. Например, у крыс при спаривании эйякуляция обусловливается стимуляцией пениса во время интромиссий. Бич и Левинсон [204] показали, что одним из следствий воздействия андрогенов является увеличение плотности ороговевших бугорков в кожных складках на головке пениса и что между появлением этих бугорков и половым поведением отмечается выраженная корреляция. Таким образом, один из возможных путей, которым андрогены влияют на половое поведение крыс,— изменение чувствительности пениса. Другие изменения пениса (например, его мышц), которые могут вызываться изменением уровня мужских половых гормонов, описаны в работах Розенблатта и Аронсона [2044, 2045] (см. также [72]).

Влияние пролактина — гормона гипофиза — на кормление птенцов у голубей также обусловлено, по крайней мере отчасти, периферическим эффектом. Голуби в отличие от других птиц выкармливают своих птенцов так называемым «молочком», образующимся в результате слущивания клеток эпителия зоба. Пролактин вызывает увеличение зоба, которое в норме происходит перед вылуплением птенцов. Лерман [1481] показал, что сенсорная стимуляция от увеличенного зоба имеет важное значение для появления реакции кормления птенцов. После местной анестезии области зоба, в результате чего поток этих афферентных импульсов прерывается, число взрослых птиц, продолжающих кормить птенцов, уменьшается; в то же время местная анестезия в любом другом месте не прерывает этого поведе-

ния. Таким образом, пролактин вызывает поведение, характерное для кормления птенцов, действуя на зоб. Эти результаты были подвергнуты критике со стороны Клингхаммера и Хесса [1359], которые наблюдали кормление птенцов у взрослых горлиц *Streptopelia roseogrisea*, которое не сопровождалось увеличением зоба под влиянием пролактина. Различие результатов, возможно, обусловлено тем, что в экспериментах Клингхаммера и Хесса птицы реагировали на птенцов во время насиживания, тогда как в экспериментах Лермана

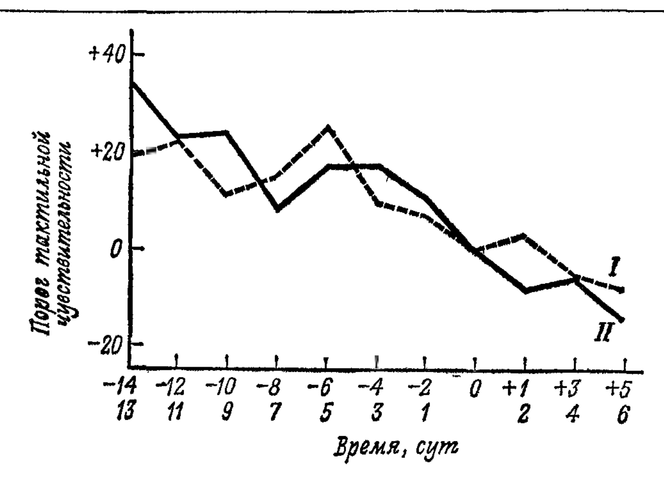


Рис. 91. Изменения порога тактильной чувствительности наседного пятна канарейки в период откладки яиц [1067].

На оси ординат — порог тактильной чувствительности; на оси абсцисс — время относительно момента откладки яиц. Данные для птиц, которые в последующем насиживали (*II*) и не насиживали (*I*) яйца, на графике представлены отдельно, но достоверной разницы между ними нет.

птенцов подсаживали в гнезда ненасиживающих птиц. Это позволяет предположить, что периферическое влияние пролактина сказывается на способности взрослых птиц реагировать на птенцов даже на расстоянии.

Другой пример влияния гормонов на поведение, обусловленного периферическими эффектами,— гнездостроительное поведение канарейки при содержании в клетке. У этого вида стимуляция, получаемая самкой от самого гнезда, которое она строит, оказывает значительное влияние на многие стороны последующего репродуктивного поведения, например на степень проявления гнездостроительного поведения, выбор материала для гнезда, время откладки яиц и т. д. Эффективность раздражителей от гнезда усиливается развитием наседного пятна — у самки выпадают на брюшке перья, это место начинает усиленно снабжаться кровью и одновременно становится более чувствительным к тактильным раздражениям (рис. 91). Эти изменения в наседном пятне находятся под гормональным конт-

ролем. Таким образом, гормоны воздействуют на поведение частично через влияние на наседное пятно [1067, 1073, 2275].

Еще один пример — влияние эстрогенов на доминирование в группе шимпанзе. Оказалось, что эстрогены понижают иерархический статус кастрированного самца, но повышают ранг кастрированной самки. Предполагается, что последнее происходит вследствие того, что инъекция эстрогена вызывает набухание «половой кожи». Берч и Кларк [262], используя тот факт, что набухание половых органов самки можно временно подавить прогестероном, показали, что ранг самки меняется в зависимости от степени набухания при постоянном, достаточно высоком уровне эстрогенов. Однако этот случай можно объяснять и по-другому — на основании центральных взаимодействий между эстрогенами и прогестероном.

Приведем несколько отличный от предыдущих случай, когда гормон изменяет поведение не вследствие своего влияния на определенный орган, а воздействуя на общие функции организма. Гнездостроительная активность у крыс усиливается после удаления щитовидной железы, гонад, надпочечников и гипофиза [2002]. Поскольку строительство гнезда, как известно, сильно зависит от температуры, возможно, что усиление гнездостроительной активности частично обусловлено понижением температуры тела вследствие удаления этих органов [1342].

Специфичное действие на центральную нервную систему

Возможно, самый важный тип действия гормонов на поведение — это влияние на специфические механизмы в центральной нервной системе. Один из случаев такого влияния касается индукции характерного для эструса поведения у хомячков. Кент и Либерман [1332] обнаружили, что если самкам хомячков сначала ввести эстроген, то у них можно вызвать характерное для эструса поведение введением в желудочки мозга таких доз прогестерона, которые оказываются недостаточными при подкожном введении.

Имеются данные, что половые гормоны могут влиять на спинномозговые механизмы, лежащие в основе поведения при спаривании [939, 941]. Однако у млекопитающих такие «центральные влияния» обнаруживаются в основном на уровне гипоталамуса. Так, у кошек после перерезки на уровне среднего мозга или ниже нельзя вызвать интегрированного полового поведения, однако при перерезке ростральнее гипоталамуса эстроген облегчает реакцию спаривания, возникающую при стимуляции области крестца или влагалища [341, 538]. Сходные исследования были проведены на шпорцевой лягушке *(Xenopus laevis)*. У самцов этого вида отмечаются три действия, с помощью которых они удерживают самку во время спаривания: «обхватывание», которое при нормальном спаривании может продолжаться несколько часов; «отталкивание назад» — реакция на движения самки, помогающая самцу удержаться; «отталкивание

вперед» — реакция на раздражение посторонним объектом (например, пальцем экспериментатора), служащая для того, чтобы оттолкнуть этот объект. Описанные реакции вызываются тактильными раздражителями, действующими на лапы и на кожу шеи, а также раздражителями, действующими на рецепторы растяжения передних конечностей, и т. д. Эти реакции сохраняются после перерезки на уровне передней части продолговатого мозга, но при перерезке на уровне среднего мозга или каудальнее они исчезают. Очевидно, при перерезке на уровне каудальной части продолговатого мозга перестают действовать координирующие механизмы, тогда как при перерезке ростральнее продолговатого мозга сохраняются функциональные механизмы, по природе своей являющиеся тормозными [1209]. Интактные лягушки в лабораторных условиях обычно не проявляют полового поведения, но их реактивность можно вызвать введением хорионического гонадотропина [2089]. Однако различия в уровне гормона мало влияют на самцов, у которых перерезана передняя часть продолговатого мозга. Таким образом, гормоны, по-видимому, воздействуют на регулирующие механизмы, связанные с передними частями мозга, а не на управляющие механизмы спинного и продолговатого мозга [1209] (рис. 92).

Прямое действие гормонов на центральную нервную систему было показано в остроумных экспериментах Харриса и др. [937], исследовавших влияние эстрогена на готовность к спариванию у кошек. К этому времени уже было известно, что стимуляция генитальной области не является необходимой для полового поведения самок, поскольку полная деафферентация эротогенных зон таза не подавляет характерного для эструса поведения. Харрис и его сотрудники сумели более точно локализовать место действия гормона путем имплантации в мозг кристаллов ди-*н*-бутирата стильбэстрола. При имплантации препарата в задний гипоталамус кастрированной кошки у нее наблюдалась полная картина полового поведения, хотя половые пути находились в состоянии анэструса. Имплантация в другие области центральной нервной системы или подкожно не вызывала полового поведения. Из этого следует, что гормоны влияют на поведение, воздействуя на гипоталамические структуры.

Сходные данные были получены на крысах. Имплантация эстрадиола в медиально-базальную преоптическую и переднюю гипоталамическую области кастрированных самок крыс вызывает у них готовность к спариванию, тогда как имплантация этого препарата в другие участки гипоталамуса или подкожная имплантация неэффективны [1534, 1535]. Аналогично у овариэктомированных кроликов имплантация бензоата эстрадиола в премамиллярную вентро-медиальную область гипоталамуса приводит через 1—2 дня к поведению, характерному для эструса (имплантация в эту область холестерина, прогестерона или пустой капсулы не дает никакого эффекта). Хотя имплантация чистого эстрогена в другие участки гипоталамуса оказывает сходное действие, это, вероятно, обусловлено диффузией гор-

мона [1889, 1890]. Показано, что расстояние, на которое диффундируют имплантированные в этой области стероиды, составляет от 1 мм [1717] до 2—2,5 мм [1534, 1890].

У самцов связь между половыми гормонами и половым поведением меньше, чем у самок (по крайней мере у млекопитающих). Однако имеются данные, что андрогены могут влиять на половое поведение, воздействуя на определенные отделы центральной нервной системы. Так, было показано, что местная имплантация андрогенов вызывает

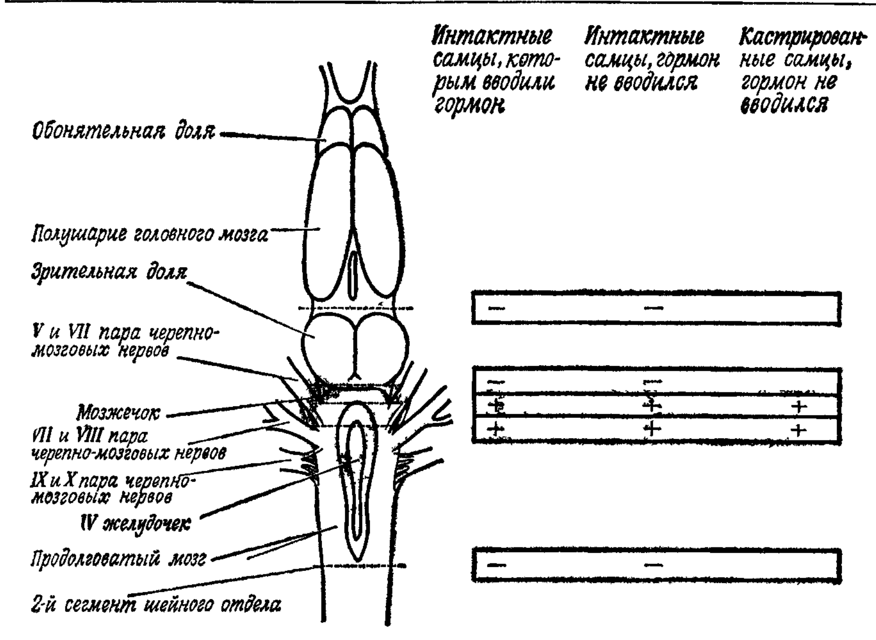


Рис. 92. Влияние перерезки мозга на разных уровнях на «обнимательный рефлекс» у интактных самцов шпорцевых лягушек, которым вводили хорионический гонадотропин человека, у интактных самцов, которым не вводили гормона, и у кастрированных самцов, которым также не вводили гормона.

Этот гормон, влияя на развитие семенников, вызывает полную половую активность. Знак «+» означает, что обхватывание демонстрируется полностью; знак «—» означает, что обхватывание отсутствует.

поведение, характерное для спаривания, у кастрированных крыс [511, 1540] и кастрированных петухов [126], а также церемонию ухаживания у самцов горлиц *Streptopelia risoria* [1206, 1207]. У всех этих позвоночных чувствительные участки расположены в преоптической и передней гипоталамической областях. У горлиц прогестерон вызывает насиживание, если он имплантирован в преоптические ядра и латеральные системы переднего мозга, и подавляет поведение ухаживания при имплантации в эти области и в передний гипоталамус [1379].

Олдс (см., например, [1876]) совершенно другим способом получил данные, подтверждающие, что гормоны могут непосредственно влиять на центральную нервную систему. В мозг крысы вводили электроды и подсоединяли их таким образом, что крыса могла сама производить электрическое раздражение мозга, нажимая на педаль. При соответствующем положении электродов животные регулярно в течение длительных периодов занимаются самораздражением. Олдс утверждает, что эти положительные зоны делятся на подзоны, причем в некоторых подзонах реакция усиливается, например, при голоде, а в других — при высоком уровне андрогенов. В последнем случае эффективность стандартного электрического раздражителя, действующего на соответствующие участки центральной нервной системы, увеличивается после введения гормонов.

Итак, эти данные свидетельствуют о том, что стероиды влияют на относительно ограниченные области центральной нервной системы. Однако отмечаемый эффект оказывается нестрого специфичным для данного гормона. Так, было показано [1891], что имплантация тестостерона в гипоталамус вызывает у кроликов поведение, характерное для эструса, подобно имплантации эстрогена. Хатчисон [1207] сообщил, что церемония выпрашивания у самцов горлиц появляется при имплантации в гипоталамус как эстрогена, так и тестостерона. Он полагает, что дело здесь в большом сходстве молекулярной структуры этих двух стероидов (см. также [708]).

Рассматривая, каким образом стероиды вызывают эти центральные эффекты, следует учитывать следующее. Во-первых, «положительное» действие гормона на поведение (т. е. появление поведенческой реакции) не обязательно означает стимуляцию нервной активности: гормон может снимать тормозное влияние нервной системы. Так, реакцию подставления (поза при спаривании у взрослых самок) можно вызвать у новорожденных морских свинок, но через несколько часов после рождения эта реакция исчезает и ее уже нельзя вызвать вплоть до полового созревания. Бич [191] подытожил данные, говорящие о том, что у новорожденных эта реакция составляет часть экскреторного акта, который в нормальных условиях вызывается раздражениями, исходящими от матери. После того как мочеиспускание и дефекация начинают контролироваться внутренними стимулами, эти спинномозговые механизмы переходят под тормозный контроль со стороны мозга. У взрослых животных это торможение снимается влиянием гормонов яичников.

Во-вторых, гормоны могут действовать, не только повышая вероятность появления тех или иных форм поведения, но и вызывая специфические тормозные эффекты. Например, агрессивность самок золотистых хомячков подавляется эстрогенами [1355], половая возбудимость самок кузнечиков после спаривания снижается в результате изменения уровня гормонов, вызываемого наполнением семяприемника [955]. У горлиц под контролем андрогенов находятся как «воркование с поклонами», так и «гнездовые призывы». Если кастри-

рованной горлице ввести вместе с андрогеном прогестерон, то влияние андрогена на воркование будет снято, а на гнездовые призывы останется прежним. Таким образом, прогестерон избирательно тормозит реакции некоторых нервных механизмов на андроген, возможно препятствуя его действию на соответствующие отделы мозга [658]. Сходное предположение сделал Цукер [2684], анализируя взаимодействие эстрогена и прогестерона при регуляции готовности к спариванию у морских свинок, хотя, вероятно, это не единственный способ, с помощью которого прогестерон уменьшает готовность к спариванию [2685].

В-третьих, гормон может оказывать множественное действие на центральную нервную систему. Так, Майкл [1718] высказал предположение, что механизм, обусловливающий полную готовность к спариванию у кошек, отличен от механизма половых рефлексов и функционирует при более высоком уровне гормонов (см. также [939, 940]. Более подробно мы рассмотрим этот вопрос в связи с половым поведением крыс в гл. 15.

Каким именно образом стероиды влияют на нервные клетки, пока не ясно. С помощью радиоавтографии было показано, что эстрогены поглощаются клетками, разбросанными в обширной области гипоталамуса, а также клетками срединного возвышения и гипофиза (см., например, [1717]). Влияние эстрогенов на поведение обычно не проявляется в течение нескольких дней после имплантации в гипоталамус (данные противоположного характера см. в работе [1379]); это свидетельствует о том, что в состоянии нейронов происходят какие-то долговременные изменения. Однако инъекции прогестерона дают быстрый эффект. Лиск [1539] утверждает, что крысы, которым предварительно был введен эстроген, начинают спариваться уже через 1,5 мин после внутривенного введения прогестерона. Это говорит об очень быстром действии прогестерона на «эстрогенизированные» нейроны. Показано также, что через несколько минут после инъекции крысам прогестерона у них изменяется реактивность нейронов центральной нервной системы в ответ на раздражение слизистой влагалища; этот эффект приписывался избирательному подавлению влияния раздражителей от половых путей [150, 490]. Однако когда одновременно записали ЭЭГ и активность отдельных нейронов [1380], то оказалось, что прогестерон влияет только на разряды тех нейронов, которые зависят от общего (ЭЭГ) уровня активации, и не влияет на активность остальных нейронов. Авторы этой работы пересмотрели интерпретацию полученных ранее данных, объяснив их неспецифическим действием прогестерона на возбуждение (определяемое по ЭЭГ), и предположили, что кажущаяся специфичность стимуляции от влагалища обусловлена просто ее большей зависимостью от уровня возбуждения по сравнению с другими применяемыми раздражителями. Однако эстроген может усилить реакцию элементов преоптической зоны на стимуляцию влагалища и подавить их реакцию на боль и холод [1519]. Это уже заставляет говорить о специфическом эффекте.

Неспецифическое влияние на центральную нервную систему

То, что гормоны могут воздействовать на поведение за счет неспецифичного влияния, обнаруживается, например, в только что описанном случае с изменением ЭЭГ. Этот эффект может быть опосредован через ретикулярную активирующую систему (см. разд. 9.4).

Непрямое влияние на центральную нервную систему

Рассмотренные нами чувствительные к гормонам системы были связаны с быстрой регуляцией различных сторон репродуктивного поведения. Второй тип чувствительных к гормонам систем, найденный у многих млекопитающих, связан с долговременными влияниями на поведение. Эти системы служат для определения уровня стероидных половых гормонов в крови и регуляции этого уровня путем влияния на выделение гонадотропных гормонов гипофиза. Такие системы обнаружены в области, окружающей срединное возвышение. Например, имплантация эстрадиола в дугообразное ядро крыс приводит к уменьшению диаметра ядрышек нейронов в этой области и к атрофии половых желез, т. е. как бы к функциональной гипофизэктомии [1538, 1542]. Сходные явления наблюдали у ящериц [1541].

Влияния, возникающие вследствие изменений в эффекторах или раздражителях, связанных с общением между особями

Еще один путь, по которому гормоны осуществляют свое влияние на поведение, связан с изменениями в эффекторах; в качестве примера назовем вызываемую гормонами гипертрофию плечевых мышц, используемых в обнимательном рефлексе у лягушек [73], или развитие полового члена у млекопитающих. Особый интерес представляют случаи, когда гормоны влияют на структуры, по-видимому используемые для внутригрупповых связей (например, петушиный гребень или цвет клюва у многих птиц). У млекопитающих весьма важным фактором могут служить изменения обонятельных раздражителей. Установлено, что у макак-резусов половые гормоны раздельно влияют на готовность самки к спариванию и ее половую привлекательность для самцов. Эстрадиол, введенный подкожно, заметно усиливает стремление самки начать спаривание, а эстроген, введенный интравагинально, повышает стремление самца к садкам на самку. В последнем случае самец делает попытки спариться с самкой, даже если она не находится в состоянии готовности к спариванию. Вполне возможно, что этот эффект возникает вследствие изменений в обонятельных раздражителях, исходящих от самки [1722]. Самцы нажимают на рычаг, чтобы получить доступ к самке, которой интравагинально вводили эстроген, но при аносмии эта реакция исчезает [1720]. При введении самке небольших доз тестостерона частота ее попыток начать спаривание увеличивается, но при этом ее привлека-

тельность для самца не возрастает и частота садок остается низкой [1014, 2425]. Инъекция прогестерона овариэктомированной самке, которой предварительно вводили эстроген, приводит к утрате как готовности к спариванию, так и привлекательности [1723]. Сходные наблюдения сделаны на беспозвоночных. Гормон крыловидного тела *(corpus allatum)* вызывает у самки таракана выделение феромона, привлекающего самцов [156].

Таким образом, мы видим, что гормоны влияют на поведение разными способами. Пожалуй, сейчас больше оснований для первоначального представления, согласно которому гормоны оказывают множественное действие, нежели для предположения, что гормоны дают только простой эффект. Следует также подчеркнуть, что влияние гормона на какую-то одну форму поведения может иметь разветвленные последствия, отражаясь на многих других формах поведения животного. Майкл и Герберт [1719] нашли связь между стадиями менструального цикла у макак-резусов и двумя разными формами поведения — садками и чисткой шерсти. В середине цикла самка реже всего чистит шерсть самца, а самец в этот период чаще всего обыскивает самку. Это не обязательно указывает на прямое влияние гормонов на механизмы поведения при чистке шерсти, поскольку изменения частоты реакции чистки шерсти могут зависеть от изменений иерархического статуса (см. [2067]).

Если известно, что на данную реакцию влияют гормоны, то это еще не означает, что ее проявление зависит только от концентрации гормонов. Во-первых, у многих животных поведение, которое позже попадает под гормональный контроль, встречается в течение короткого периода времени на самых ранних стадиях развития, когда еще нет явных эндокринных изменений. Проявление сексуальности в раннем возрасте характерно не только для человека; например, у многих птиц можно наблюдать незавершенные формы ухаживания или гнездостроительного поведения в возрасте всего нескольких недель, т. е. задолго до того, как их половые железы достигли соответствующего развития (см., например, [498]). Однако такие наблюдения следует интерпретировать с осторожностью. Во-первых, не исключено наличие некоторого гормонального базиса и для такого «преждевременного» поведения. Во-вторых, как мы уже видели, поза подставления у новорожденных морских свинок не является сексуальной ни по своему функциональному назначению, ни по причинным связям, составляя часть экскреторного акта (см. стр. 253).

Кроме того, часто на управляемое гормонами поведение важное влияние оказывает опыт. Например, прогестерон гораздо менее эффективно вызывает поведение насиживания, а пролактин — кормления птенцов у неопытных горлиц, чем у горлиц с соответствующим опытом [1481, 1483, 1486]. Другие примеры можно найти в гл. 22.

Проявление поведения, определяемого гормонами, зависит также от многих других аспектов физиологии животного. Грант и Янг [875] показали, что уровень половой активности у кастрированных

самцов морских свинок после введения стандартных доз андрогена коррелирует с уровнем половой активности у этих самцов до кастрации. Таким образом, уровень реактивности при данном уровне гормона есть индивидуальная характеристика. Бич и Фаулер [194] получили сходные результаты на крысах, а Уэйлен и др. [2560] пришли к выводу, что индивидуальные различия в поведении при спаривании обусловлены различиями в способности использовать циркулирующие в крови андрогены, а не самим уровнем андрогенов. Гой и Янг [837] обнаружили у самок морских свинок наследственное различие в реакциях на половые гормоны, а Стюарт и Пэлфей [2294] нашли, что введение андрогена кастрированным крысам приводит к восстановлению их индивидуального иерархического статуса.

Даже в тех случаях, когда, по-видимому, твердо установлено, что гормон действует на определенный участок мозга, следует помнить, что на силу реакции могут влиять и другие части центральной нервной системы. Удаление у самцов крыс участков переднего мозга приводит к уменьшению их половой реактивности, которое зависит от общей массы удаленной ткани. В опытах Бича [179, 182] удаление 60% коры (или более) приводило к полному исчезновению половой активности, тогда как удаление менее 20% коры не влияло на половое поведение. Оказалось, что эффект удаления коры может быть компенсирован введением андрогенов, причем для восстановления полового поведения до стандартного уровня нужно тем больше андрогена, чем обширнее удаленный участок. Однако если удалено примерно 60% коры, то никаким количеством гормона компенсировать это уже нельзя. Сходные результаты получены иа голубях [186].

Бич [189] высказал предположение, что в филогенезе существует тенденция к установлению независимости полового поведения от гормонального контроля и к увеличению роли коры больших полушарий. Так, у кошек удаление коры сильнее сказывается на половом поведении, чем у крыс. Однако это далеко не простой вопрос. Более поздние исследования показали, что степень ослабления полового поведения зависит не только от количества удаленной ткани, поскольку и у кошек [2681], и у крыс [1451] повреждения передних отделов сказываются сильнее, чем повреждения задних отделов. Используя корковую распространяющуюся депрессию, Ларссон [1449] нашел, что функциональная декортикация приводит к подавлению половой активности у самцов крыс, а у самок (здесь его результаты несколько отличны от результатов Бича) по-разному влияет на различные компоненты поведения при спаривании.

До сих пор мы говорили лишь о том, каким образом гормональный фон влияет на реактивность к раздражителям, и не касались влияния внешних раздражений на гормональный фон. Между тем общеизвестно, что внешние факторы могут оказывать влияние на состояние половых желез. Один из случаев такого влияния на примере канареек мы рассмотрим в гл. 25. Другие случаи, связанные с так называемым «стресс»-воздействием групповых и других раздражителей

окружающей среды на функционирование системы гипофиз — кора надпочечников, здесь детально не обсуждаются, поскольку этот вопрос, который в последнее время привлекает к себе большой интерес, выходит за рамки нашей книги. Однако некоторые аспекты этой проблемы будут рассмотрены в гл. 22 (см., например, [142, 143, 433, 441, 935]).

10.2. РАЗДРАЖИТЕЛИ

Весной самцы трехиглой колюшки покидают море и мигрируют вверх по рекам к местам нереста. Эта миграция обусловлена гормональными изменениями, в основном активностью гипофиза и щитовидной железы [114]. В этот период самцы не проявляют агрессивности по отношению друг к другу, равно как и гнездостроительной активности. Когда же они находят подходящее место для размножения, их поведение резко меняется. Самцы начинают тщательно охранять выбранный ограниченный участок, отгонять от него других самцов и выкапывают в песке ямку. По-видимому, эти новые формы поведения обусловлены как гормональным состоянием, так и раздражителями от подходящей территории.

Подобные наблюдения послужили основанием для того, чтобы выделить раздражители, вызывающие у животного специфическую реакцию,— так называемые «разрешающие» (releasing), или «вызывающие» (eliciting), раздражители,— и раздражители, непрерывное действие которых определяет специфическое состояние реактивности,— «мотивирующие» (motivating), или «сенсибилизирующие» (sensitizing), раздражители [1566, 2387]. Раздражители, исходящие от вторгшегося на территорию чужого самца, относятся к первой категории, а раздражители от самой территории — ко второй. Однако часто нельзя с уверенностью утверждать, что действие разрешающих и мотивирующих раздражителей обусловлено разными механизмами, и различение мы проводим на основе природы раздражителей, а не механизмов их действия: мотивирующие раздражители обычно действуют непрерывно, а разрешающие раздражители появляются внезапно.

Подобное разделение оказывается практически полезным при исследовании обучения; здесь используют понятия «вызывающие» и «дифференцируемые» раздражители. При классическом условном рефлексе реакция (например, слюноотделение) может быть вызвана новым раздражителем (например, звуком) в результате того, что предъявление этого раздражителя сопровождалось подкрепляющим раздражителем (например, пищей) непосредственно после предъявления нового раздражителя. Здесь устанавливается более или менее однозначная связь между новым раздражителем и реакцией, и в этом случае термин «вызывающий» вполне подходит. При «инструментальном» условном рефлексе реакция (например, удары клювом по ключу) чаще отмечается в присутствии раздражителя, если за ней

следует подкрепление (например, пища). Раздражитель позволяет животному дифференцировать условия, при которых за реакцией может последовать подкрепление, от условий, при которых этого не происходит, но здесь нет однозначной связи между раздражителем и реакцией. Частота реакции отчасти зависит от временнóго режима подкрепления. Обсуждение этих вопросов мы продолжим в гл. 24 и 25.

Имеется еще одна черта сходства между такими дифференцируемыми раздражителями и раздражителями, способствующими появлению мотивации. Если раздражитель ранее сочетался с подкреплением (например, пищей), то его предъявление облегчит выработку инструментальной реакции (например, побежки), подкрепляемой пищей (см., например, [95], разд. 9.1), и поэтому мы говорим, что он обладает свойством вызывать мотивацию. Однако для процесса дифференцировки необходимо, чтобы раздражитель подкреплялся в одной ситуации и не подкреплялся в другой (о некоторых исключениях см. в работе [2344]). В противоположность этому для появления свойства вызывать мотивацию обычно считается достаточным (см. [2277]) простое сочетание двух раздражителей. Однако совершенно не известно, действуют ли во всех этих трех случаях (при реакции на условный раздражитель, при различении и при побудительно-мотивационном эффекте) разные механизмы или нет.

Конечно, те случаи, когда внешние раздражители вызывают ответ, влияя на эндокринный фон, можно четко отделить по способу действия от случаев, когда реакция вызывается непосредственно. Однако следует помнить, что один и тот же раздражитель может и непосредственно вызывать реакцию и приводить (прямо или косвенно) к изменениям во внутреннем состоянии. Например, раздражители, исходящие от только что вылупившихся птенцов, не только вызывают родительское поведение у обыкновенных чаек *(Larus ridibundus)*, но и приводят к прогрессирующему уменьшению «готовности» насиживать [217].

Здесь мы будем говорить о роли раздражителей, оказывающих непосредственное влияние на реактивность к другим раздражителям, не касаясь вопроса о механизмах этого влияния. Эффект этих раздражителей может быть обусловлен непрерывным прямым воздействием на органы чувств или тем, что они вызывают устойчивые изменения в центральной нервной системе и в гормональном состоянии организма. Результатом их действия может быть и повышение, и понижение реактивности. Долговременные эффекты «подкрепления» мы рассмотрим в гл. 24.

Усиливающие влияния

Об одном случае такого влияния, когда стимуляция от увеличивающегося зоба усиливает готовность взрослых горлиц, имеющих соответствующий опыт, к выкармливанию птенцов, мы уже говорили

(см. разд. 10.1); в этом случае местная анестезия области зоба снижает реактивность [1481].

Пока еще нельзя точно определить значение внутренних сенсорных стимулов для реактивности млекопитающих при пищевом, питьевом или половом поведении. Хотя, по-видимому, ясно, что сокращения желудка коррелируют с субъективным чувством голода у человека, они не являются необходимыми для проявления у взрослых млекопитающих пищевого поведения. Тсанг [2429] удалял основную часть желудка у 7 крыс и затем исследовал их активность и выполнение реакции в лабиринте. В течение первых 5 дней реакции в лабиринте у оперированных животных мало чем отличались от реакций крыс в контроле, но в последующие 2 дня у оперированных крыс уровень мотивации стал очень низким и их активность уменьшилась. Бэш [161, 162] подошел к этой проблеме по-иному. Он перерезал у крыс блуждающий нерв и разрушал симпатические нервы, и хотя крысы вполне оправились от операции, первое время многие из них отказывались принимать пищу и некоторые погибли от голода. У крыс, которые выздоровели и прибавили в весе, появились явные отклонения в суточном ритме пищевого поведения. Бэш предположил, что сокращения желудка играют важную, но не главную роль в пищевом поведении; их могут заменять другие факторы. Морган и Морган [1783] обнаружили, что при резекции блуждающего нерва эффект усиления голода при введении инсулина не только не снимается, но даже увеличивается. Они объяснили это тем, что уровень сахара в крови как показатель состояния насыщения организма — более важный фактор в контролировании ощущения голода, чем сокращения желудка. Этот вывод согласуется с весьма многочисленными данными о том, что часто потеря веса определяет последующее усиление поглощения пищи [292]. Эти исследования показывают, что стимулы от желудка играют существенную роль, но не являются определяющими для процесса еды в норме. Точно так же периферическая стимуляция из ротовой полости и глотки не обязательна для инициации питьевого поведения. Сигналы водного дефицита в значительной степени поступают от центральных осморецепторов (см., например, [2453], а также раздел 10.3).

Сходные данные получены относительно полового поведения. У самок крыс сохраняются нормальные реакции, характерные для спаривания, и после удаления или денервации матки и влагалища [119], а у самок кошек — после денервации половых органов [124]. У самцов крыс, у которых были удалены семенники, предстательная железа и семенные пузырьки, после введения андрогенов восстанавливается нормальное половое поведение [183, 210]. Поведение самок крыс после удаления молочных желез говорит о том, что у этого вида наполнение желез не является критическим фактором в управлении материнским поведением [1766].

Подобные эксперименты показывают, что импульсация от некоторых органов, в норме связанная с реакцией, может быть необяза-

тельной для этой реакции. Однако результаты этих экспериментов не говорят о том, что такая импульсация не имеет никакого значения. В других опытах было показано, что некоторые пока не установленные особенности состояния голода и жажды могут действовать как сигналы для реакции при дифференцировке. Однако неизвестно,центральные это сигналы или периферические. Например, Халл [1184] показал, что крыс можно обучить выбирать один из двух возможных путей, когда они голодны, и другой путь, когда они испытывают жажду, хотя эта реакция вырабатывается медленно, а выполнение ее

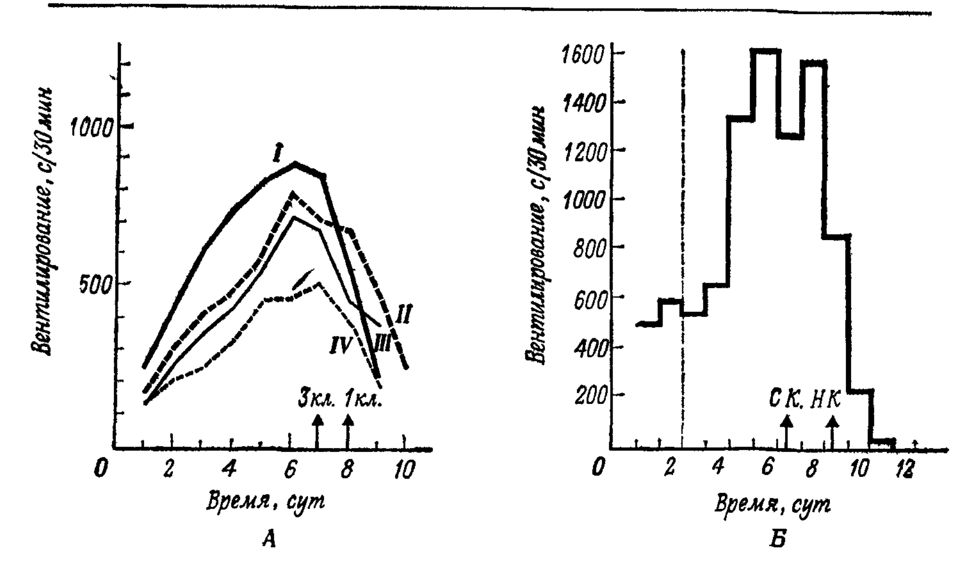


Рис. 93. Вентилирование икры самцом трехиглой колюшки [1220].

А Изменения продолжительности вентилирования икры по дням после откладки. Стрелками обозначены дни (в среднем) выхода мальков (цифры над стрелками — число имеющихся кладок). *I* — все три имеющиеся кладки оплодотворены; *II* — из трех кладок ни одна не оплодотворена; *III* — имеется одна оплодотворенная кладка; *IV* — имеется одна неоплодотворенная кладка *Б*. Изменения частоты вентилирования при замене первоначальной кладки свежей на второй день «родительского цикла» Дни выхода мальков обеих кладок отмечены стрелками (С. К. — старая кладка, Н. К. — новая кладка).

несовершенно (см. также [287, 2573]). Аналогично Эмсель [30] показал, что некоторые крысы обучаются избегать болевого раздражения в лабиринте, выбирая один путь, если они голодны, и другой, если испытывают жажду (см. также [1269, 1500]).

Здесь речь шла о раздражителях, действующих на поверхность тела животного или изнутри. Более «дистантные» раздражители часто оказываются мотивирующими. О воздействии раздражителей, исходящих от территории, на весеннее агрессивное поведение трехиглой колюшки мы уже упоминали. Кроме того, мы хотели бы подчеркнуть еще один важный момент: подобно тому как данный гормон

может влиять на ту или иную форму поведения, воздействуя на несколько частей внутреннего механизма, раздражители также могут оказывать множественное действие. Действия самца трехиглой колюшки, вентилирующего воду вокруг икринок в гнезде, изо дня в день становятся все более интенсивными до 6-го дня с момента кладки, а затем резко ослабевают (рис. 93,*А*). Поскольку первоначальное увеличение активности самца происходит тем быстрее, чем больше икринок в гнезде, и поскольку самец вентилирует воду интенсивнее, если она обедняется кислородом и обогащается углекислотой, можно сделать вывод, что повышение активности самца обусловлено усилением метаболизма в икринках. Однако этот прямой эффект — не единственное проявление влияния икринок на «вентилирующую» активность самца.

Если через несколько дней кладку заменить на свежую, то кривая активности самца будет иметь два пика: один пик появится как раз за день до того, как должны были бы вывестись мальки из первой кладки, а второй — накануне появления мальков из второй кладки. Таким образом, действие раздражителей, полученных от первой кладки, длится в течение нескольких дней после их исчезновения (рис. 93, *Б*). Следовательно, раздражители, исходящие от икринок, не только оказывают непосредственное влияние на активность самца, но и производят долговременный эффект, по-видимому опосредованный через какой-то внутренний фактор. Ван Иерсел [1220] показал, что чем позже старая кладка заменена на свежую, тем меньше влияние новой кладки; отсюда можно предположить, что этот внутренний фактор постепенно усиливается по сравнению с влиянием новых икринок.

В большинстве случаев, о которых мы говорили до сих пор, мотивирующее влияние раздражителей распространялось только на одну или немногие реакции. Однако, например, территориальные раздражители влияют на целый ряд различных видов активности у самца колюшки, и в дальнейшем мы увидим, что это явление, когда разные формы поведения имеют общие мотивационные факторы, оказывается очень важным в интеграции поведения (см. гл. 25).

«Завершающие» раздражители (consummatory stimuli)

Некоторые раздражители оказывают тормозящее влияние на поведение. Например, индейки, лишенные слуха, тотчас же убивают только что вылупившихся птенцов, на которых они начинают реагировать как на приблизившегося к гнезду хищника. В нормальных условиях эта реакция подавляется звуками, которые издают птенцы [2124]. Многие крысы при встрече с мышами всегда убивают их, однако обычно не трогают крысят. По-видимому, дело здесь в том, что запах крысят тормозит реакцию «убийства» [1822]. Наездник *Trichogramma evanescens* не откладывает яиц на уже зараженные яйца вида-хозяина вследствие того, что на них сохраняется запах побы-

вавшей здесь самки, который отталкивает других трихограмм [2095].

Действие такого «тормоза» может прекращать последовательность поведенческих актов, служа как бы частью саморегулирующейся системы — данная форма поведения завершается под действием раздражителей, которые появляются в результате этого поведения. Такие раздражители часто называют «завершающими» раздражителями («consummatory stimuli»). В качестве еще одного примера мы можем вновь привести случай с колюшкой, обосновавшейся на определенной территории. Раздражители, получаемые при этом колюшкой, являются мотивирующими для агрессивного и гнездостроительного поведения и «завершающими» для миграции. Появление подходящего биотопа останавливает миграцию, хотя гормональное состояние, побуждавшее животное к миграции, по-видимому, все еще сохраняется. Аналогично присутствие самки уменьшает вероятность появления у самцов певчих птиц многих форм активности (в том числе пения), функция которых состоит в том, чтобы способствовать формированию пары. У птицы, отделенной от стаи, при появлении представителя своего вида прекращается поисковое поведение [1040]. Такие же данные были получены в отношении рыб [1312]. Раздражители, которые цыпленок получает от матери и от других цыплят, тормозят подачу сигналов «беспокойства» [453, 1301]. Такие же наблюдения были сделаны на макаках-резусах [930] и шимпанзе [1671, 1672]. Эти тормозящие раздражители оказываются эффективными даже в тех случаях, когда звуковые сигналы «беспокойства» вызывают ударами электрическим током или другими ситуациями, вызывающими испуг. Многочисленные примеры завершающих раздражителей рассмотрены Прехтлем [1948], Мойнигеном [1807], Берендсом [103], Игелем и Кальвином [1224], Биром [214] и Випкемой [2583]. Ясно, что механизмы в разных случаях различны.

Один из наиболее тщательно изученных случаев уменьшения реактивности под действием определенного внешнего раздражителя описала Севенстер-Бол [2186]. Речь идет о церемонии ухаживания у трехиглой колюшки. Самец колюшки, закончив строительство гнезда, исполняет перед заплывающими на его территорию самками, готовыми к нересту, «зигзагообразный танец», составляющий ритуал ухаживания. Ухаживание достигает кульминационной точки, когда самка проплывает сквозь гнездо и откладывает там икру. Самец проникает в гнездо вслед за самкой и оплодотворяет кладку, после чего обычно нападает на самку. В экспериментах с предъявлением стандартного раздражителя было показано, что частота появления зигзагообразных движений уменьшается сразу же после оплодотворения, тогда как агрессивность возрастает. Очевидно, в кульминационный период ухаживания — в момент оплодотворения — появляется какая-то особенность, изменяющая соотношение вероятностей появления зигзагообразного танца и агрессивного поведения на обратное. Севенстер-Бол попыталась выделить факторы, вызывающие

такое обращение. Для этого она предъявляла стандартные раздражители: 1) при ухаживании и когда ухаживания не было; 2) когда происходило оплодотворение и когда его не было; 3) когда сохранялась кладка икры и когда ее уничтожали. Оказалось, что уменьшение частоты зигзагообразного танца и увеличение агрессивности определяется главным образом присутствием в гнезде свежей кладки и в меньшей степени — раздражителями, исходящими от мечущей икру самки, но не связано с актом оплодотворения (рис. 94). Таким образом, само оплодотворение и извержение спермы не играют никакой существенной роли в снижении тенденции к брачной демонстрации самца. Кроме того, было установлено, что восстановление соотношения брачного и агрессивного поведения происходит в два раза быстрее в отсутствие новой кладки. Предшествовавшее ухаживание и оплодотворение не оказывают влияния на процесс восстановления. Из этого был сделан вывод, что кладка оказывает тормозящее действие на брачное поведение.

В описанном случае восстановление происходит приблизительно в течение часа. Еще один тип уменьшения половой реактивности у трехиглой колюшки, исследованный ван Иерселом [1220], появляется после нескольких оплодотворений, и восстановительный период в этом случае длится в течение нескольких дней. Это указывает на то, что процессы, лежащие в основе снижения половой реактивности, не являются едиными по своей природе и различаются по своим восстановительным периодам (см. гл. 13 и 15).

У дрозофилы готовность самки к спариванию также подавляется двумя разными механизмами. Во-первых, торможение возникает в результате самого спаривания (вероятно, за счет чисто механических раздражений); этот эффект исчезает через 48 ч. Во-вторых, тормозящее влияние оказывает и наличие спермы; это влияние длится до тех пор, пока вся сперма не будет израсходована при оплодотворении откладываемых яиц, т. е. примерно 8—10 дней [1644]. У *Gomphocerus rufus* изменение активности самки от готовности к спариванию до оборонительного поведения происходит вследствие попадания сперматофора в половые пути. Вполне возможно, что в данном случае действуют механические раздражители [1556].

«Завершающие» раздражители имеют много общего с раздражителями, усиливающими реактивность. Подобно тому как раздражители, вызывающие положительную мотивацию, могут действовать непрерывно, усиливая специфическую реактивность, «завершающие» раздражители также могут действовать непрерывно, уменьшая вероятность определенных реакций. Один и тот же комплекс раздражителей, вызывающих положительную мотивацию (например, территория у колюшки), может влиять на разные реакции, и «завершающие» раздражители также могут иметь множественный эффект (например, влияние раздражителей от икринок на поведение ухаживания у самца колюшки). Одна и та же реакция может находиться под влиянием различных мотивирующих раздражителей (например, на

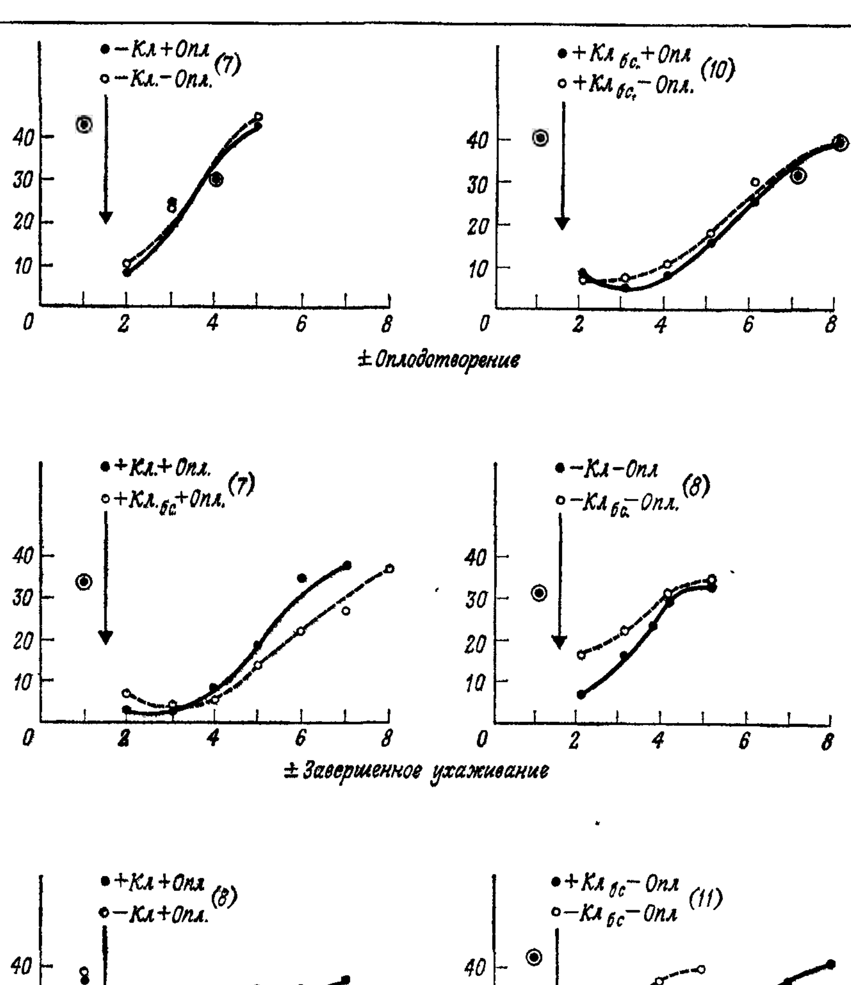


Рис. 94. Среднее число «зигзагообразных танцев», вызванных у самцов колюшки (на оси ординат) при «половых тестах» в последовательно проводимых опытах (на оси абсцисс) с десятиминутными интервалами [2186].

Кл — кладка, отложенная в гнездо самкой, Опл — самец оплодотворил кладку в гнезде; Кл $_{бс}$ — самцу подложена кладка икры, но сама самка в аквариум самца не допускается. Черными кружками обозначены тесты, в которых предположительно имеется больше факторов, уменьшающих «половое побуждение» Белыми кружками обозначены тесты, в которых предположительно таких факторов меньше. Цифры в скобках — число случаев.

агрессивность колюшки влияют раздражители, связанные с территорией, температурой, светом и т. п.), и точно так же одну и ту же реакцию могут подавлять несколько разных «завершающих» раздражителей (например, сигнал «беспокойства» у цыпленка подавляется тактильными, температурными и зрительными раздражителями, связанными с присутствием матери, и т. д.).

В обоих случаях методически очень трудно показать, что эффект является прямым. Раздражитель может быть «завершающим» для одной активности, а другую он может вызывать. Таким образом, его тормозящее влияние на первую реакцию может быть обусловлено тем, что он повышает вероятность второй, и наоборот. Определить, что же происходит на самом деле, удается, если оценить вероятность определенной последовательности двух поведенческих актов. Если раздражитель «выключает» первый вид активности, а второй следует за этим не всегда, то вполне вероятно, что раздражитель оказывает прямое воздействие на первый вид активности. Например, угрожающее поведение серебристой чайки может быть прекращено как бегством второй чайки (в этом случае угрожавшая чайка скорее всего будет преследовать ее), так и атакой второй чайки (в этом случае угрожавшая чайка сама обратится в бегство). В обоих случаях новая ситуация вызывает второй вид активности (преследование или бегство), прерывая тем самым угрожающее поведение. Однако если в ответ на угрозу вторая чайка примет позу умиротворения (или подчинения) (см. гл. 16), то угрожающая птица может прекратить атаку и заняться чем-нибудь совсем другим — поисками пищи, чисткой перьев и т. п. В этом случае новая ситуация, видимо, оказывает прямое тормозящее влияние на угрожающее поведение, и последующие действия птицы обусловливаются уже другими факторами (Тинберген, личное сообщение; см. также [2253]).

Сходная проблема рассмотрена в работе Випкемы [2583]. Севенстер-Бол [2186] полагала, что частота зигзагообразных танцев у самца колюшки может служить мерой его готовности к половому поведению. Отсюда она сделала вывод, что уменьшение частоты зигзагообразных танцев под действием раздражителей от свежей кладки говорит об уменьшении готовности к спариванию как таковой. Випкема же указывает, что на самом деле раздражители от икринок вызывают усиление некоторых других видов половой активности, например проплывания сквозь гнездо и извержения спермы. Таким образом, интерпретация Севенстер-Бол слишком упрощенна, поскольку половое поведение она оценивала только по одной реакции. Далее, Випкема высказал мысль, что сдвиг в поведении при виде икринок есть следствие сдвига в соотношении двух тенденций — к атаке и к бегству (см. гл. 16). С этой точки зрения влияние раздражителей от икринок на частоту зигзагообразных танцев не прямое, а возникает как следствие усиления агрессивности. Випкема представил сравнимые данные, полученные при исследовании горчака (*Rhodeus amarus*). У самцов этого вида кладка икринок повышает

тенденцию как к половому, так и к агрессивному поведению. Поскольку тенденция к агрессии по-разному влияет на движения, характерные для полового поведения (см. разд. 16.5 и рис. 138), окончательная форма поведения будет зависеть от соотношения между этими двумя тенденциями.

10.3. РЕГУЛЯЦИЯ ПИЩЕВОГО И ПИТЬЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Как мы уже видели, роль внутренних раздражителей в усилении пищевой и питьевой активности у млекопитающих пока неизвестна, но ясно, что они действуют как «завершающие» раздражители. Обычно животное перестает есть задолго до того, как концентрация питательных веществ в крови достигнет максимума. Фактически прекращение пищевого поведения происходит в результате стимуляции во время приема пищи или вскоре после этого. Эти тормозные влияния, возникающие при поглощении пищи, имеют разное происхождение и различное течение во времени [2188].

Непосредственные эффекты наблюдались в экспериментах с перерезкой пищевода и выведением на поверхность тела обоих перерезанных концов. Когда оперированное животное ест, пища выпадает из глотки наружу и не может непосредственно воздействовать на желудок («мнимое кормление»). Однако пища может вводиться в желудок непосредственно. Таким образом удается отделить влияние стимуляции в области полости рта и глотки от влияния изменений содержимого желудка. С помощью этого метода Джеймс [1246] обнаружил, что при мнимом кормлении собака съедает больше пищи, чем это необходимо для утоления голода, хотя это количество все же зависит от потребности в пище. Аналогично Лорбер и др. [1561] нашли, что мнимое кормление приводит почти к немедленному прекращению «голодных» сокращений желудка у собак. Беркун и др. [233] показали, что когда молоко вводят в полость рта, то это эффективнее снижает чувство голода у крыс (измеряемое либо по завершающим актам, либо по инструментальным реакциям), чем введение молока непосредственно в желудок (см. также [1377]). Таким образом, оральные факторы, несомненно, играют роль в завершении пищевого поведения.

Это влияние раздражения полости рта, вероятно, опосредовано через вкусовые рецепторы. Сахарин, не имеющий питательной ценности, но сладкий на вкус, снижает чувство голода у крыс, если его вводят в полость рта, и не дает никакого эффекта при введении непосредственно в желудок [1741]. Важное значение могут иметь и проприоцептивные раздражения, возникающие при жевании и глотании.

Некоторые раздражения полости рта, связанные с пищей, участвуют также в контролировании особенностей состояния голода [1467, 2661]. Нахман и Валентино [1835] поставили следующий опыт. Одной группе адреналэктомированных крыс, содержавшихся на бес-

солевой диете, давали выпить 10 мл 0,4 М раствора хлористого натрия, а другой группе вводили такое же количество раствора непосредственно в желудок. Два часа спустя животные, которым раствор вводили в желудок, пили гораздо больше, чем те, которые выпили раствор и чувствовали вкус соли, хотя в обоих случаях концентрация соли в плазме была на нормальном уровне. Вероятно, и в регуляции нормального пищевого поведения раздражение полости рта играет такую же роль. Если животное может выбирать разные виды пищи, то обычно оно не останавливается на каком-то одном.

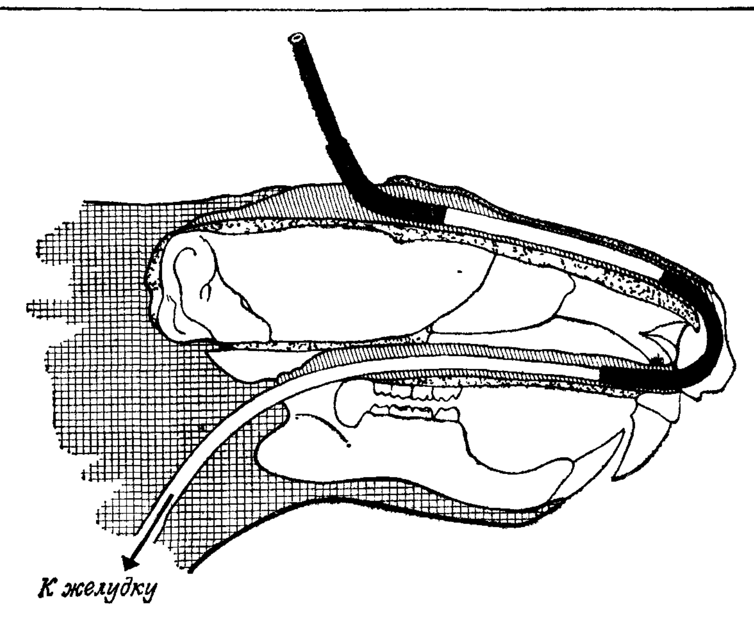


Рис. 95. «Назофарингеальная» трубка, проходящая в желудок, пропускает туда жидкую пищу без стимуляции рецепторов ротовой полости и глотки [656].

Выбор пищи животным зависит от его опыта. Эти данные получены на птицах [2468] и макаках-резусах [2534], причем макаки-резусы с приобретением опыта быстрее осваиваются с новой пищей и насыщаются ею медленнее.

Хотя раздражения из полости рта и глотки участвуют в регуляции пищевого поведения, их роль не главная (по крайней мере у крыс). Эпштейн и Тейтельбаум [656] кормили крыс через постоянный желудочный зонд, избегая тем самым раздражения рецепторов полостей рта, носа и глотки (рис. 95). Крысы могли сами регулировать подачу пищи, нажимая на рычаг; при этом в желудок попадало небольшое количество жидкой пищи. Таким образом, крысы могли регулировать количество потребляемой пищи, вводя ее непосредственно в желу-

док (рис. 96). В течение 17—44 дней животные поддерживали нормальное равновесие между потреблением пищи и весом тела, соответствующим образом реагируя на разбавление жидкой пищи и на изменения в объеме отдельных ее порций. В этом опыте успешно удалось исключить участие рецепторов пищевода. Об этом свидетельствует тот факт, что добавление в пищу хинина не влияло на ее потребление. Следовательно, для регуляции приема пищи достаточно действия факторов, появляющихся уже после ее проглатывания.

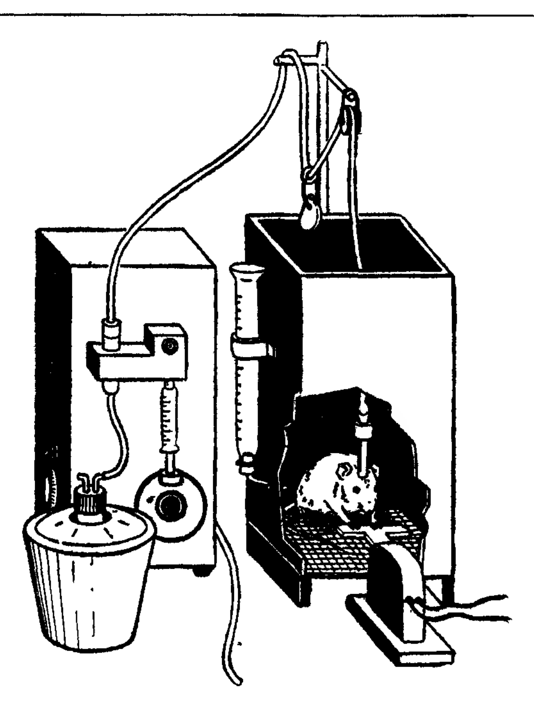


Рис. 96. Схематическое изображение установки для изучения «внутрижелудочного самокормления» у крыс [656].

Имеются убедительные данные, что определенную роль в этой регуляции играет обратная связь с желудком. Янович и Гроссман [1257] нашли, что при мнимом кормлении животные съедают значительно больше, чем это нужно, чтобы компенсировать потребность в пище. Следовательно, хотя одно только раздражение полости рта и может вызвать прекращение пищевого поведения, оно оказывается гораздо более эффективным в сочетании с раздражением желудка. Беркун и др. [233] обнаружили, что молоко, введенное прямо в желудок, действует более эффективно, чем солевой раствор (см., например, [1377, 2238, 2239, 2282]). Однако, чтобы полностью

подавить пищевое поведение, желудок должен быть перегружен, т. е. вводимое количество пищи должно быть больше, чем потребность в ней. Механизм участия желудка неясен; возможно, здесь играют роль химические раздражители, а также механические факторы, обусловленные растяжением желудка [1741]. Итак, наполнение желудка подавляет пищевое поведение [2239, 2240]; однако степень подавления при этом зависит от питательной ценности [7], причем наполнение оказывается эффективным лишь в том случае, если приближается к вместимости желудка. Миллер [1741] обнаружил, что баллон, надуваемый в желудке, служит отрицательным подкреплением для пищевого поведения; он предположил, что этот раздражитель вызывает тошноту, а не чувство насыщения. Еще один фактор — осмотические изменения, к которым приводит наполнение желудка. Было показано [1776], что количество пищи, съедаемой при мнимом кормлении, обратно пропорционально осмотическому давлению раствора, одновременно вводимого в желудок.

Взаимодействие между раздражениями из ротовой полости и раздражениями, появляющимися после завершения акта глотания, весьма сложно. Оказалось [1776], что у крыс с фистулой пищевода и канюлей в желудке влияние раздражения полости рта зависит от того, какие вещества вводятся в желудок. Например, количество поглощаемого раствора глюкозы увеличивается при увеличении ее концентрации, если в желудок вводится вода, но уменьшается, если в желудок вводится гипертонический солевой раствор. Каким образом происходит взаимодействие между раздражителями, непосредственно связанными с пищей, количеством поглощенной пищи и потребностью в ней, исследовали также Коллиер и Уиллис [459].

Хотя сигналы от рецепторов ротовой полости, глотки и желудка, безусловно, играют значительную роль в регуляции поглощения пищи, они мало влияют на общее потребление пищи. Объем пищи, съедаемой за один раз, ограничивается желудком, но общий объем поглощаемой пищи регулируется влияниями, развивающимися уже после поступления пищи в желудок.

Определенное значение могут иметь изменения в составе крови, возникающие по мере всасывания пищи. Например, было высказано предположение, что глюкорецепторы чувствительны к скорости утилизации сахара и регулируют общий объем потребления пищи. Данные по этому вопросу, однако, противоречивы. Янович и др. [1258] показали, что парентеральное введение глюкозы не приводит к подавлению чувства голода. Зигель и Дорман [2215] не обнаружили каких-либо различий в скорости еды при парентеральном введении крови, взятой от голодных и от сытых животных. Смит и Даффи [2238, 2239] не смогли получить доказательств прямого влияния такого фактора, как уровень сахара в крови, в возникновении ощущения голода, а Эпштейн [654] не обнаружил никаких изменений в приеме пищи после введения глюкозы в гипоталамус. В то же время Бэш [161, 162] показал, что введение крови сытого животного подавляет

«голодные» сокращения желудка, а Дэвис и др. [518] пришли к выводу, что голодные крысы меньше едят после того, как им вводят кровь сытых крыс.

Согласно данным Мак-Клири [1582], и природа и количество веществ, заполняющих желудок непосредственно перед новым приемом пищи, влияют на скорость еды, что, по мнению автора, свидетельствует о роли изменения состава крови в регуляции этого акта. Коппок и Чемберс [465] вводили питательные вещества непосредственно в кровоток. Оказалось, что если крысе внутривенно вводить глюкозу всякий раз, когда её голова оказывается в каком-то определенном положении, то эта крыса будет дольше удерживать голову в этом положении, чем в том случае, когда ей вводят просто физиологический раствор. Однако в экспериментах с собаками и кроликами столь четко выраженного эффекта не отмечалось; кролики проводили больше времени в том месте клетки, где производились инъекции, но это может быть следствием вторичного подкрепления [424]. Таким образом, можно сделать вывод, что хотя данные исследований противоречивы, они дают некоторое основание считать, что концентрация питательных веществ в крови играет определенную роль в регуляции пищевого поведения, по крайней мере у некоторых животных.

Центральные рецепторы, участвующие в этих реакциях, по-видимому, расположены в гипоталамусе, на активность которого могут непосредственно влиять изменения концентрации глюкозы и осмотического давления [35, 337, 489, 2454]. Глюкорецепторы, вероятно, имеются также в печени [2084].

Высказывалась мысль, что на пищевое поведение обычно может оказывать подавляющее действие тепло, выделяемое при усвоении питательных веществ и в процессе подготовки их к окислению в тканях. После еды происходит повышение внутренней температуры тела и еще больше повышается температура кожи, что сопровождается уменьшением аппетита. Кроме того, эффективность различных питательных веществ в возникновении чувства насыщения связана с выделением тепла в процессе подготовки к окислению. Вполне возможно, что обнаруженное в экспериментах [7, 336, 458, 913] влияние изменений в концентрации глюкозы на пищевое поведение связано именно с изменениями в теплопродукции. В более поздней работе Коллиер и др. [458] показали, что крысы, содержавшиеся на диете с одинаковым количеством азота, но с разным количеством углеводов, регулируют прием пищи в зависимости от соотношения калорийности и веса тела. Эти авторы считают, что управляющим фактором является тенденция к восстановлению веса тела до генетически определяемого уровня. Согласно сходному предположению Кеннеди [1324], долговременная регуляция пищевого поведения зависит от жировых запасов организма. Разумеется, все эти предположения о механизмах регуляции потребления пищи не исключают друг друга. Более того, проблема долговременной регуляции потребления пищи возвращает нас к проблеме факторов, непосредственно вызы-

вающих пищевое поведение (см. разд. 10.2). Исходя из приведенных данных наиболее разумно предположить, что длительно действующие факторы (например, потеря веса, состояние жировых запасов и изменения состава крови) вызывают поглощение пищи, если только пищевое поведение не подавлено (разумеется, временно) действием быстродействующих факторов, вызывающих завершение реакции. В этой связи особенно интересны данные Дэвиса и др. [518] об уменьшении потребления пищи голодными крысами после введения им крови сытых крыс, однако никаких доказательств существования гуморальных факторов, увеличивающих прием пищи, эти авторы не получили [517].

Проблема регуляции питьевого поведения также очень сложна. Раздражение полости рта оказывает некоторое тормозящее влияние, поскольку было показано, что мнимое питье (поглощение воды, когда пищевод перерезан и оба его конца выведены на поверхность шеи) приводит через некоторое время к прекращению питьевого поведения. Собаки не прекращают пить до тех пор, пока не выпьют значительно больше воды, чем нужно для компенсации водного дефицита, и наступающее насыщение быстро проходит. У крыс роль раздражения полости рта в регуляции питьевого поведения было выявлено другим путем. Крысы, испытывающие жажду, «лижут» струю воздуха, и это «питье воздуха» приводит к сильной потере веса из-за испарения слюны. Тем не менее если сразу же после «питья воздуха» крысам дать доступ к воде, то они будут пить значительно меньше. Поток воздуха охлаждает полость рта так же, как и вода, и, возможно, описанная реакция обусловлена тем, что крысы не способны делать различие между непосредственными ощущениями от питья воды и «питья воздуха». «Питье воздуха» служит подкреплением только для тех крыс, которые испытывают жажду [1007]. Однако между «питьем воздуха» и питьем воды имеется существенная разница: «питье воздуха» имитирует только немедленный эффект питья воды, долговременные же последствия при этом не возникают [2421].

Растяжение желудка, производимое баллоном или жидкостью, и изменения состава крови также влияют на питьевое поведение, однако относительная значимость этих факторов различна у разных млекопитающих [225, 1770, 1806, 1872, 2418, 2419]. Кларку и др. [440] удалось обучить обезьян, испытывающих жажду, нажимать на рычаг, чтобы получить внутривенную инъекцию физиологического раствора; у напоенных водой животных эта реакция не возникает. Внутривенное введение воды сильнее понижает питьевые реакции у крыс, чем введение физиологического раствора [1868]. Вероятно, здесь действуют специализированные осморецепторы [2454], хотя, по некоторым данным [8, 466, 467], на питьевое поведение могут оказывать влияние осмотическое давление жидкости в организме, концентрация хлоридов в крови и общий объем клеток тела. Кроме того, питьевое поведение животных изменяется при введении в мозг даже очень малых количеств солевых растворов. Это говорит о том, что

соли могут каким-то образом непосредственно воздействовать на центральную нервную систему (см. разд. 12.1).

Как мы уже упоминали, между питьевым и пищевым поведением имеются сложные взаимодействия и питье в значительной мере зависит от предварительного опыта в данной ситуации (см. обзор [292]; [871]).

Ясно, что в этих случаях прекращение еды или питья определяется результатами различных актов поведения. Способ, посредством которого эти последствия поведения взаимодействуют с положительным фактором, определяющим, будет животное есть или нет, продемонстрирован в экспериментах с электрическим раздражением мозга. Миллер [1743] нашел, что хотя у досыта накормленных крыс можно попрежнему вызывать пищевые реакции с помощью электрического раздражения мозга, однако по мере поглощения пищи необходимо все более сильное раздражение, чтобы вызвать это поведение (см. гл. 12).

Различные тормозящие эффекты не просто дополняют друг друга, но различаются по своей природе, о чем свидетельствует различие в их временны́х соотношениях. Таубин [2418] нашел, что ощущение утоления жажды, наступающее после мнимого питья, кратковременно и животные очень скоро вновь начинают пить. Стеллар и Хилл [2281] получили данные, подтверждающие высказанное выше положение. Когда испытывающим жажду крысам дают воду, они в течение нескольких минут жадно пьют с постоянной скоростью, а после этого начинают пить понемногу с перерывами. Если период лишения воды длился от 48 до 168 ч, то начальный период непрерывного питья у всех крыс будет практически одинаковым (около 8 мин), хотя в последующем животные, которые дольше испытывали жажду, пьют чаще. Таким образом, создается впечатление, что начальный период быстрого питья прекращается под влиянием всей совокупности завершающих раздражителей, которые в основном представляют собой непосредственные следствия питья и не соответствуют удовлетворению потребностей организма в воде. Эти раздражители вызывают, однако, лишь кратковременный тормозящий эффект, так что если потребность в воде еще осталась, то питьевые реакции вскоре возобновляются. Существенно, что различные измеряемые показатели готовности начать кормиться или пить при удлинении периодов депривации лучше коррелируют друг с другом, чем с показателями самого процесса поглощения пищи или воды (см., например, рис. 86), причем последние зависят также от раздражителей, появляющихся после проглатывания, тогда как первые от них не зависят [292].

Рассматривая регуляцию пищевого и питьевого поведения, мы ограничились млекопитающими, однако сейчас появляются аналогичные данные также относительно других групп. Например, было показано [2081], что у трехиглой колюшки пищевым поведением управляют по крайней мере два фактора — один местный (гастральный) и другой — общий. Наличие обратной связи от желудка у птиц

сомнительно, поскольку у голубей, обученных клевать ключ, эта реакция угасала, если пищевое подкрепление поступало через фистулу прямо в желудок [63]. Правда, в этом случае возможны и другие объяснения.

У мух *Phormia regina* пищевое поведение также регулируется сигналами обратной связи, возникающими в результате всасывания пищи, хотя в данном случае действуют совершенно иные механизмы. У этих мух пищевое поведение обусловлено сигнализацией от тарзальных хеморецепторов, которая приводит к вытягиванию хоботка, и сигналами от лабеллярных хеморецепторов, вызывающими растяжение глотки и сосание. Первоначально поглощение пищи продолжается до тех пор, пока поддерживается сигнализация. После адаптации рецепторов пищевое поведение временно прекращается до тех пор, пока не произойдет восстановление. Поскольку критический уровень адаптации достигается быстрее при низкой концентрации сахара в растворе, мухи меньше пьют разведенные растворы, чем концентрированные.

Однако прекращение приема пищи на длительный срок не может быть обусловлено сенсорной адаптацией. Адаптация рецепторов исчезает через несколько минут, а величина порогового раздражения, необходимого для инициации реакции, повышается по мере поглощения пищи и остается высокой в течение нескольких часов после приема пищи. Такое повышение порога, зависящее от вида пищи, регулируется раздражениями, возникающими в результате поглощения пищи. Эти раздражения обусловлены прежде всего импульсацией от рецепторов растяжения передней кишки. Скорость прохождения пищи в переднюю кишку из зоба управляется сигналами отрицательной обратной связи об осмотическом давлении крови, так что увеличение осмотического давления выше определенного уровня замедляет прохождение пищи. Импульсация от рецептора растяжения в стенке передней кишки поступает по нерву в мозг, где тормозит входную импульсацию от периферических хеморецепторов (перерезка этого нерва приводит к гиперфагии). Действие этого механизма усиливается за счет импульсации от рецепторов растяжения в стенке тела, которая передается по брюшной нервной цепочке и контролирует растяжение, вызываемое наполнением зоба. Кроме того, пищевое поведение находится под тормозным влиянием локомоторного центра в торакальном ганглии. Долговременная регуляция поглощения сахара, по-видимому, контролируется силой раздражения (а не питательной ценностью пищи) и осмотическим давлением раствора сахара [567—571, 779, 780].

Еще более простой механизм действует у кровососущих клопов *Rhodnius*. Эти насекомые втягивают кровь с помощью брюшного насоса. Насос действует до тех пор, пока давление в желудке не достигнет некоторого критического уровня, при котором не возникает «холостого хода». Таким образом, объем поглощенной пищи отчасти зависит от растяжимости тела [227].

Мы рассмотрели роль «завершающих» раздражителей в прекращении действий животного. В заключение следует сказать, что в некоторых описанных случаях раздражители играют двойную роль, оказывая как усиливающее, так и ослабляющее влияние на рассматриваемую реакцию. Например, введение раствора сахарина в ротовую полость (но не в желудок) крысам уменьшает последующее потребление раствора сахарозы [1741]. Таким образом, вкус сахарина действует как «завершающий» раздражитель. Тем не менее крысы пьют больше раствора сахарина, чем воды; следовательно, вкус сахарина усиливает пищевые реакции. Аналогичным образом крысы будут прилагать больше усилий, чтобы получить более концентрированный, чем более разбавленный раствор глюкозы [887, 1582]. Вообще хорошо известно, что вкус пищи и возбуждает аппетит, и способствует завершению еды. Противоречия в результатах опытов мы рассмотрим в гл. 13.

10.4. ВЫВОДЫ

1. Данные о влиянии гормонов на репродуктивную активность получены при изучении корреляции между уровнем гормонов и поведением, влияния удаления эндокринных желез и влияния введения гормональных препаратов. В настоящее время едва ли возможны обобщения, справедливые для всех позвоночных.

2. Гормоны могут воздействовать на поведение несколькими путями. Они могут оказывать влияние на развитие нервной системы на ранних этапах онтогенеза; вызывать изменения в периферических органах, от которых идет поток сенсорных импульсов в центральную нервную систему; оказывать специфичное воздействие на центральную нервную систему; оказывать неспецифичное воздействие на центральную нервную систему; воздействовать на центральную нервную систему, изменяя уровень других гормонов; и, наконец, влиять на эффекторы или на раздражители, связанные с присутствием сородичей.

3. Любой гормон может вызвать множественное действие и даже на одну реакцию влиять различными путями.

4. Возникновение реакции, зависящей от влияния гормонов, по всей вероятности, определяется также многими другими факторами, как внутренними, так и внешними.

5. Различие между «разрешающими» и «мотивирующими» эффектами раздражителей, проводившееся прежде, не обязательно свидетельствует о различии механизмов или места приложения действия этих раздражителей.

6. Различные внутренние сенсорные стимулы играют определенную, но не главную роль в мотивации пищевого, питьевого и полового поведения млекопитающих. Внешние стимулы часто способствуют развитию мотиваций.

7. Когда какие-либо действия прекращаются вследствие того, что животное сталкивается с определенным раздражителем, возникающим в результате этих действий, то этот раздражитель принято называть «завершающим».

8. Пищевое поведение и питьевое поведение у млекопитающих частично контролируются «завершающими» раздражителями, возникающими при поглощении пищи в ротовой полости, глотке, желудочно-кишечном тракте, в процессе метаболизма и др. Действие этих раздражителей угасает с различной скоростью.

ГЛАВА 11

ДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ, ВЫЗЫВАЮЩИХ МОТИВАЦИЮ, НА РЕАКТИВНОСТЬ

В гл. 10 мы рассмотрели две категории мотивационных факторов (гормоны и раздражители) и обсудили, где и как они действуют. В этой главе мы продолжим обсуждение вопроса, более подробно рассмотрев некоторые примеры влияния этих факторов на поведение.

В природе у голодных животных обычно возникает поисковое поведение, которое приводит к тому, что животные посещают места, богатые кормом. При этом повышается вероятность того, что они будут реагировать на раздражитель, связанный с пищей. Возникает вопрос: является ли реакция следствием повышения активности, приводящей животное в места, где оно находит подходящие раздражители, или же активность животного есть результат повышенной реактивности на раздражение? Если повышается реактивность, то нужно выяснить, имеет ли это повышение общий характер или увеличивается только реактивность к определенным видам раздражения.

Согласно традиционной точке зрения, условия депривации и другие мотивационные переменные оказывают прямое возбуждающее влияние на общую активность. Основанием для этого утверждения послужили многочисленные данные об изменении активности у крыс и у других животных при голоде, в разных фазах эстрального цикла и т. п. [2001]. То, что наблюдаемый эффект является прямым, а не обусловлен повышенной реактивностью на раздражители, предварительно связанные с подкреплением, подтверждается тем, что в условиях депривации животные увеличивают активность в «колесе» или в клетке с качающимся дном, даже если эта реакция никогда прежде не подкреплялась (см., например, [703, 2001, 2647]).

И все же представление, что депривация влияет на активность, весьма поверхностно. Во-первых, «общая активность» — это комплексная категория, объединяющая многочисленные качественно различные типы поведения [254, 2000]. Между тем при тщательном исследовании выясняется, что повышение активности ограничивается лишь определенными формами поведения. Во-вторых, изменения активности могут быть различными в зависимости от характера депривации. Например, при лишении пищи у крыс отмечается повышение активности, тогда как при лишении воды этого может и не произойти [291] (рис. 97). Кроме того, влияние депривации на активность зависит от возраста, индивидуального опыта и типа экспериментальной установки [290, 291, 609, 867, 2513]. Не удивительно,

что здесь имеются и межвидовые различия [402]. Таким образом, связь между мотивационными факторами и активностью далеко не проста. Различные переменные оказывают качественно различное воздействие, которое может быть положительным и отрицательным и варьирует в зависимости от индивидуального опыта.

Влияние типа экспериментальной установки на вызываемую депривацией активность заслуживает особого внимания. Если в используемой аппаратуре сама измеряемая активность приводит к боль-

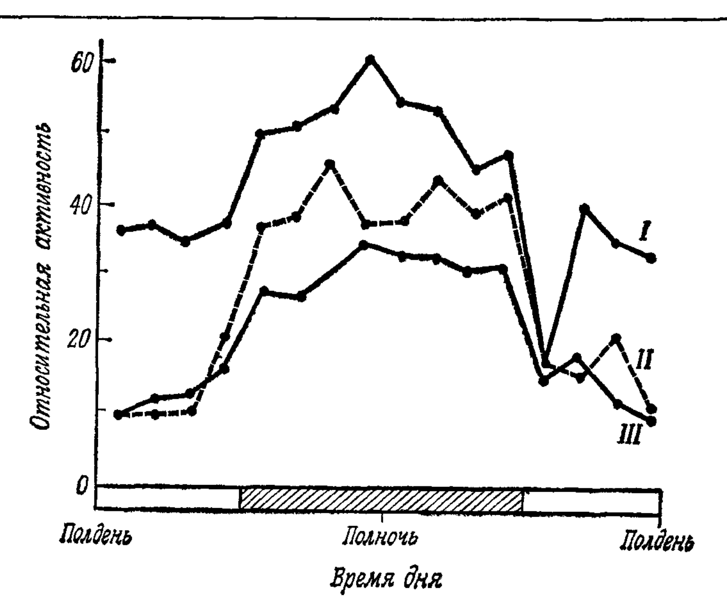


Рис. 97. Циклы суточной активности крыс, испытывавших голод *(I)*, жажду *(III)*, и крыс контрольной группы *(II)* [291].

Крысы, испытывающие жажду, менее активны, чем контрольные, ночью, но мало отличаются от них днем. Голодные крысы были более активны в течение всех суток.

шим изменениям в стимуляции, то изменения активности обычно бывают больше по сравнению со случаем, когда обратная связь отсутствует. Например, изменения активности у крыс, отмечаемые при лишении пищи [2513] и в ходе эстрального цикла [625], сильнее проявляются при использовании колеса, чем клетки с качающимся дном. В первом случае крыса бежит внутри колеса, которое вращается в результате ее движений, тогда как во втором при передвижении крысы только слегка колеблется пол. Таким образом, здесь имеется заметная разница в стимуляции, получаемой животным в результате собственных движений. Следовательно, как мы уже говорили, мотивационные изменения имеет смысл связывать с изменениями в «подкрепляющей ценности» активности, а не рассматри-

вать их как прямую причину изменений активности. Кавaнау [1305] показал, что бег в колесе служит подкреплением для хомячков *Peromyscus*, если он начат «добровольно»; в случае же, если его навязывает экспериментатор, животные бегают неохотно и он не служит подкреплением. Эти данные говорят о том, что эта реакция может служить подкреплением в зависимости от состояния животного.

Кемпбелл и Шеффилд [401] подвергли сомнению представление, что лишение пищи оказывает прямое влияние на активность. Они предположили, что лишение пищи вызывает повышение реактивности к раздражению, а не повышение активности как таковой. В их опыте у лишенных пищи крыс отмечалось лишь очень небольшое увеличение активности по сравнению с крысами из контрольной группы, если окружающие условия во время опыта оставались неизменными; в то же время, если внешние условия изменялись, подопытные крысы были значительно активнее контрольных. Таким образом, создается впечатление, что депривация повышает активность животного, снижая порог его реактивности к внешним изменениям. Холлу [901] не удалось подтвердить этих данных, но Кемпбелл [396] получил подобные же результаты для крыс, которые были лишены воды, а Де Вито и Смит [575] — для обезьян, которых лишали пищи. Однако даже в тех случаях, когда окружающие условия тщательно контролируются, депривация приводит к некоторому повышению активности. Тетсуньян и Кемпбелл [2333] показали, что у голодающих крыс, содержащихся в звукоизолированном помещении при строго контролируемых условиях, активность все же возрастает на 10% по сравнению с исходным уровнем, хотя это повышение гораздо меньше, чем в обычных лабораторных условиях, когда активность повышается на 400%. Таким образом, можно, по-видимому, считать, что лишение пищи вызывает при постоянных условиях небольшое повышение активности, тогда как при изменчивых условиях повышение активности очень велико. Этот эффект может осуществляться в результате выброса адреналина в кровь и его воздействия на активирующую ретикулярную систему.

Итак, мы приходим к выводу, что вызванное депривацией увеличение активности в значительной степени зависит от внешнего раздражения. Теперь мы перейдем к вопросу о том, специфичен ли этот эффект для определенных типов раздражения или он имеет более общий характер. Иными словами, любые ли изменения в раздражении приводят к изменению активности животных, подвергшихся депривации, или же на их активность влияют лишь некоторые изменения раздражителей, например изменения только тех из них, которые раньше сочетались с подкреплением. Шеффилд и Кемпбелл [2196] обнаружили, что изменения раздражителя коррелируют с повышением активности только в том случае, если сразу же подкрепляются пищей, и такой корреляции не отмечается, если временной разрыв между изменением и подкреплением достигает 1—2 ч. В работе Эмселя и Уорка [34] эти данные были подтверждены и расширены.

Таким образом, реакция на изменение раздражителя, по-видимому, избирательна, причем раздражители, ранее сочетавшиеся с пищей, особенно эффективны (см. также [176, 290]). Однако для того, чтобы с усилением мотивационных факторов происходило увеличение активности, не обязательно присутствие раздражителей, ранее связанных с подкреплением. Например, Биндра [255] указывает, что во время эструса активность у самок крыс заметно возрастает, даже если она никогда ранее не была связана с подкреплением.

В тех случаях, когда раздражители ранее были связаны с подкреплением, их влияние на усиление активности приписывалось образованию классической условной реакции, связывающей характерное для этого уровня активности состояние центров и безусловный раздражитель. Эффективность условных раздражителей в усилении активности зависит от состояния мотивации животного (например, голод, жажда) [255, 257, 396]. Сама быстрота, с которой изменение побуждения влияет на поведение, позволяет рассматривать эти явления как «мотивационные» (см. разд. 8.1). Например, крысы не только быстрее бегут по направлению к большему количеству пищи, чем к меньшему; отмечается также, что при изменении количества пищи почти сразу же изменяется скорость побежки до соответствующего нового уровня [481]. Однако, хотя величина подкрепления влияет на скорость побежки, она обычно не влияет на выработку реакции различения. Поэтому эти эффекты описываются как связанные с «побудительной мотивацией».

Некоторые специалисты по теории обучения используют термин «побудительная мотивация» («incentive motivation») как промежуточную переменную, аддитивную другим источникам общего побуждения (general drive) (см., например, [357] и гл. 9), другие же рассматривают побуждение (drive) и побудительный мотив (incentive) как параллельные и взаимодополняющие источники мотивации (motivation) (см., например, [2255]). Биндра [255], к примеру, различает «вызванные побуждением» («drive-induced») и «побудительно-мотивационные» («incentive-motivational») влияния на активность. Первое есть прямой результат депривации, а второе — непосредственной стимуляции. Побудительно-мотивационные эффекты зависят от предварительной связи между раздражителями и подкреплением и, по мнению Биндры, только они связаны с исследовательским или поисковым поведением. Это представление, однако, не совсем верно, поскольку, согласно данным Кембека [1294], усиление активности у голодных крыс включает и поведение, направленное на определенные объекты, даже если опыты проводятся в условиях зрительной и слуховой изоляции в обстановке, в которой крысы никогда прежде не бывали. Таким образом, влияние депривации на исследовательские аспекты активности, видимо, не обязательно зависит от подкрепления.

Мендельсон [1701] применил остроумную методику оценки относительного значения голода в облегчении поведения, связанного

с поисками пищи и в облегчении реакции еды, при котором обеспечивалось возникновение побудительной мотивации в серии последовательных опытов. Сначала он показал, что стимуляция латерального гипоталамуса как фактор, вызывающий мотивацию, может заменить лишение животного пищи. При этом можно выработать реакцию в Т-образном лабиринте, так же как при пищевом подкреплении (см. разд. 12.2). Тем самым появилась возможность по желанию «включать» и «выключать» голод. Если в тот момент, когда крыса попадала в целевую камеру, стимуляция (чувство голода) выключалась, то крыса делала случайный выбор. Напротив, если после того, как крыса заходила в целевую камеру, стимуляция включалась, то крыса систематически выбирала пищу. Таким образом, оказалось, что для выработки устойчивой реакции поиска пищи «недостаточно, чтобы крысы были голодны в момент выбора и чтобы их ожидание найти пищу в данной целевой камере было подтверждено, крысы должны быть голодны, когда они находят пищу в целевой камере». Итак, чувство голода избирательно облегчает завершающие реакции, но не инструментальные. Инструментальные же реакции, видимо, облегчаются «побудительной мотивацией».

Влияние мотивационного состояния на реактивность к определенным видам стимуляции показано в работе Мак-Доннела и Флина [1589] совершенно иным способом. Электрическое раздражение определенных участков гипоталамуса у ненаркотизированных кошек может вызвать у них агрессивное поведение (см. гл. 12). Такая стимуляция приводит к выявлению сенсорных полей, раздражение которых вызывает повороты головы и оскаливание — движения, используемые при укусе (рис. 98). Так, во время стимуляции гипоталамуса легкое тактильное раздражение вдоль линии губ вызывает оскаливание, а подобное же раздражение более широкой области вокруг рта вызывает поворот головы. Площадь чувствительного поля есть функция интенсивности стимуляции мозга.

В исследованиях, о которых мы говорили, животные содержались в относительно бедных лабораторных условиях, и это сильно ограничивало число различных форм активности. Принцип, согласно которому изменения мотивации связаны с избирательными изменениями в реактивности к раздражению, становится очевидным при исследованиях в условиях, более близких к естественным. При этом поисковое поведение животного, имеющего хоть какой-то опыт, становится разнообразным и весьма специфичным. Например, у певчих птиц появляются совершенно разные типы поискового поведения, когда они охраняют территорию, разыскивают корм и собирают материал для гнезда. Даже если двигательные акты оказываются в разных случаях сходными, они направлены на разные ситуации и связаны с реактивностью к разным раздражителям.

В самом деле, избирательная реактивность к раздражителям — это часто наиболее важный критерий, по которому можно выделить различные типы поискового поведения. Большая синица почти оди-

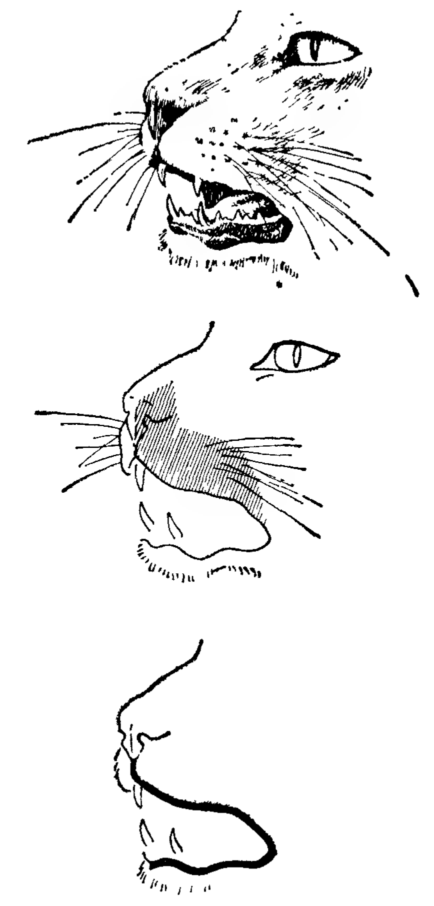


Рис. 98. Влияние электрического раздражения участков гипоталамуса, связанных с «атакующим» поведением, на сенсорные поля рефлексов, связанных с укусом, у кошки [1588, 1589].

Вверху — оскаливание, *в центре* — сенсорное поле на верхней челюсти, управляющее поворотом головы при относительно интенсивном раздражении мозга (поле на нижней челюсти точно не определено), *внизу* — максимальные размеры сенсорного поля, управляющего открыванием пасти при относительно сильном раздражении мозга.

наково прыгает, и отыскивая корм, и собирая материал для гнезда, но реагирует при этом на разные объекты (см. также гл. 6). Или еще один пример — взрослые особи некоторых цихлид на определенной фазе развития родительского поведения начинают охранять и «водить» дафний (свою любимую пищу) так, словно это их собственные мальки [100]. В этом состоянии рыбки реактивны к тем признакам дафний, которые совпадают с характерными признаками мальков, а не к тем, которые характеризуют их как корм.

Механизм, посредством которого состояние мотивации влияет на реактивность к раздражителям, может отличаться от механизма влияния на активность. У мух *Phormia* при лишении пищи изменяется пороговая концентрация сахара, вызывающего пищевую реакцию, и одновременно изменяется локомоторная активность. После кормления маннозой или фукозой локомоторная активность повышается, а реактивность к концентрации сахара в течение нескольких часов после приема пищи падает до минимального значения, а затем повышается. Следовательно, у формий изменение активности есть просто один из результатов лишения пищи. Поскольку изменения локомоторной активности и реактивность к пороговой концентрации слабо коррелируют друг с другом, можно предположить, что они контролируются разными механизмами.

На локомоторную активность влияют инъекции жидкости в гемоцель; из этого следует, что критическим фактором в ее контроле служит, по-видимому, концентрация крови [666]. Однако Грин [855] получил данные, что в этом процессе участвует гормон, вырабатываемый в кардиальных телах. Этот гормон выделяется под влиянием сигналов от рецепторов передней кишки, появляющихся при раздражении пищей (см. также [567]).

Теперь мы должны рассмотреть, каким образом состояние мотивации может влиять на реактивность к раздражителям. Один из возможных механизмов состоит в том, что с изменением мотивации изменяется чувствительность самих органов чувств. Хотя предположение, согласно которому избирательное внимание обусловлено центрифугальным контролем активности в сенсорных путях, недостаточно обосновано (см. гл. 6), тем не менее можно было бы считать, что долговременные изменения в ощущении голода или в половом возбуждении зависят от сенсорных факторов. Однако имеющиеся данные не согласуются с этим взглядом. У мух *Phormia* временны́е соотношения, имеющие место в процессе адаптации вкусовых органов, резко отличаются от тех, которые отмечаются при голоде [568]. В отношении млекопитающих были получены более прямые данные. Мейер [1710] нашел, что 34-часовое голодание не вызывает никаких изменений в порогах восприятия соленого, сладкого и горького у людей. У адреналэктомированных крыс, у которых возникает повышенная потребность в поваренной соли, снижаются пороги предпочтения солевых растворов. Однако Пфаффманн и Бейр [1924] не нашли никакого различия в порогах возбуждения вкусового нерва у нормальных и адреналэктомированных крыс (см. также [413]). Аналогично при нехватке натрия крысы начинают предпочитать воде (и другим растворам, не содержащим хлористого натрия) растворы поваренной соли, хотя никакого повышения частоты разрядов в барабанной струне при восприятии раствора хлористого натрия у подопытных крыс по сравнению с контрольными не отмечается. Исходя из этого, Нахман и Пфаффманн [1834] пришли к заключению, что вкусовое предпочтение регулируется центральным механизмом, который нахо-

дится под непосредственным влиянием уровня натрия в крови. Тем не менее еще остается открытым вопрос, не происходит ли изменений в характере организации периферических разрядов даже при сохранении постоянной основной частоты. Кроме того, было высказано предположение, что важным фактором является в данном случае контраст с концентрацией соли в слюне, омывающей рецепторы [1922].

Сходные результаты получены при исследовании полового поведения. Интактные взрослые самцы крыс выбирают тот рукав ольфактометра, который ведет к самке в эструсе, предпочитая его тому, который ведет к самке в анэструсе. У неполовозрелых или кастрированных самцов это предпочтение отсутствует [1487]. Однако оказалось, что ни у самцов, ни у самок кастрация не влияет на способность различать запахи активных и неактивных сородичей противоположного пола. У кастрированных животных в состоянии жажды можно выработать реакцию различения при подкреплении водой. Кроме того, андрогены не влияют на обонятельную чувствительность к моче самок в эструсе [414]. Таким образом, половые гормоны влияют на связь между раздражителем и реакцией, а не на способность различать раздражитель. Однако данные по этому вопросу противоречивы. Так, показано, что при инъекции стероидов у мужчин [1488] и у женщин [219] может повышаться чувствительность к определенным запахам.

Что касается зрительных раздражителей, то их конфигурации, связанные с различными типами поведения, воспринимаются одними и теми же сенсорными элементами, и поэтому мотивационные изменения реактивности вряд ли могут зависеть от периферических изменений в рецепторах. Следовательно, влияние мотивации на изменения реактивности к определенным раздражителям обычно можно описать как сенсибилизацию определенных связей между раздражителем и реакцией. Голодные крысы едят пищу в тех случаях, когда сытые отвергают ее. Самец зяблика, если ему ввести андроген, зимой пытается спариваться с чучелом самки. Часто, как в этом последнем случае, мотивационный фактор влияет не только на одну реакцию, но на целую группу взаимосвязанных реакций (см. гл. 25).

Наблюдения Крука [488] над строительством гнезд у ткачиков показывают, что гормоны могут также влиять на эффективность ориентации движений. При слабой мотивации гнездостроения получаются гнезда, совсем не похожие на обычные. При более интенсивном гнездостроении появляется правильная ориентация гнездостроительных движений. Таким образом, с усилением побуждения строить гнездо (по-видимому, связанным с изменением уровня гормонов) усиливается не только гнездостроительное поведение, но благодаря более правильной координации движений и его эффективность. Поскольку самец может строить сразу несколько гнезд, находящихся на разных стадиях готовности, описанное явление не может быть обусловлено просто переходом к иному типу движений; когда птица работает над каждым конкретным гнездом, соответственно изменяется

ее поведение. Многочисленные примеры такого рода можно найти в работе Говарда [1157].

Сенсибилизация связей между раздражителем и реакцией означает, что имеется обратная зависимость между силой мотивационных факторов и силой раздражителя, необходимого для инициирования реакции данной интенсивности. В качестве иллюстрации можно привести данные Берендса и др. [109] об ухаживании у самцов гуппи *(Lebistes reticulatus)*. У рыб этого вида окраска самца служит четким показателем стремления атаковать противника, бежать от него или начать ухаживание за самкой. На графике, приведенном на рис. 99, рисунок окраски самца указан вдоль оси абсцисс (в порядке, отражающем возрастание стремления самца к ухаживанию за самкой). «Эффективность», с которой самка вызывает реакцию ухаживания, зависит от ее размеров, которые отложены по оси ординат. Кривые отражают соотношения между внутренними и внешними факторами, требующимися для того, чтобы вызвать определенные поведенческие акты: позу «головой вниз», «назавершенную сигмоидную позу», «сигмоидную позу». Очевидно, что один и тот же поведенческий акт может появиться при самых разных комбинациях внутренних и внешних факторов.

По оси абсцисс на рис. 99 отложены не непосредственные результаты измерений, а величины, соответствующие разным рисункам окраски самца. Их расположение зависит от относительной частоты спаривания и двух элементов ухаживания («сигмоидной позы» и «незавершенной сигмоидной позы», см. рис. 4 и 178) при разной окраске. Однако совершенно очевидно, что кривые на графике на большем своем протяжении параллельны.

Больше количественных данных о связи между влиянием раздражителя и мотивационным состоянием удалось получить при исследовании готовности к нападению у цихлиды *(Pelmatochromis subocellatus)* и стрекотания у сверчка *(Acheta domesticus)* [981—983]. Проигрывая запись стрекотания с промежутками либо в 2,5 с, либо 0,625 с, регистрировали звуковую реакцию сверчка. На рис. 100 показана зависимость между числом стрекотаний сверчка в течение 15 с до стимуляции и средним их числом за два 15-секундных периода после стимуляции. Увеличение числа стрекотаний зависит от силы раздражителя и не зависит (в определенных пределах) от предварительного уровня активности.

Данные, приведенные на рис. 99, показывают, что один и тот же поведенческий акт может появиться при различных сочетаниях внутреннего состояния и внешних раздражителей. Этот принцип справедлив даже для тех случаев, когда признаки раздражителя трудно распределить по единой физической шкале. Так, мы уже видели, что разные признаки раздражителя, эффективно вызывающие данную реакцию (см. разд. 4.1), могут дополнять друг друга, т. е. нехватка одного из них может быть компенсирована усилением другого. Иными словами, несколько признаков раздражителя как бы объединяются,

так что общее количество стимуляции достигает необходимого уровня. В результате по мере усиления мотивационных факторов объекты, имеющие все меньше и меньше признаков, общих с естественными и оптимальными объектами, начинают вызывать реакцию данной интенсивности, т. е. возрастает диапазон эффективных раздражителей. Так, Прехтль [1949] показал, что число раздражителей, способных вызывать у птенцов воробьиных птиц реакцию выпрашивания

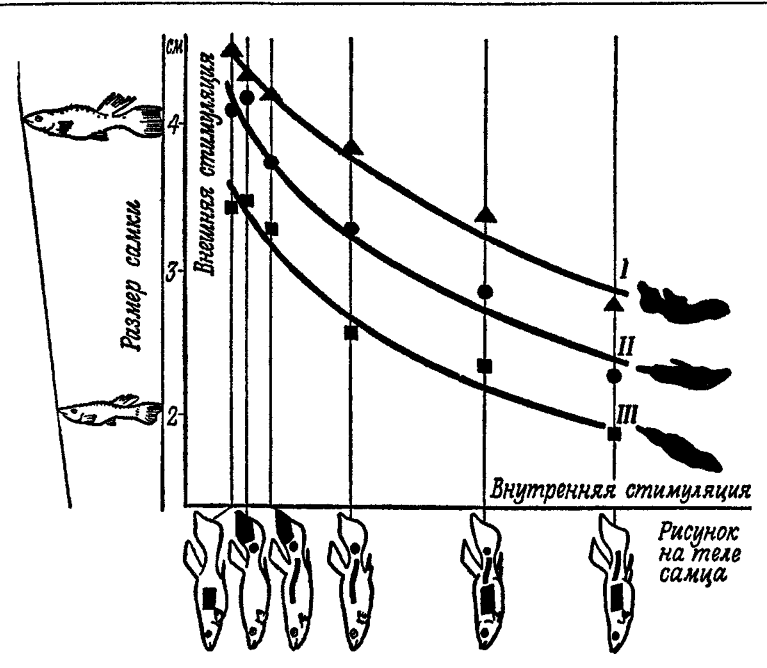


Рис. 99. Влияние силы внешнего раздражения (определяемого размерами самки) и внутреннего состояния (оценивалось по рисунку окраски самца) на брачные реакции самца гуппи [109].

Каждая кривая получена для комбинации внешнего раздражения и внутреннего состояния, вызывающих соответствующую реакцию (*I* — полностью выраженная сигмоидная поза, *II* — начальное движение сигмоидной позы, *III* — поза головой вниз).

корма, возрастает с усилением голода, а Бич [181] обнаружил, что чем ниже порог реакции спаривания у самцов крыс, тем с большим числом объектов они будут пытаться спариваться. Сходное явление наблюдается у людей: голодный человек гораздо скорее, чем сытый, принимает как указание на пищу неопределенные или мнимые раздражители [1583, 2455].

Итак, мы рассмотрели три способа, посредством которых мотивационные факторы влияют на поведение: они могут повышать активность, влиять на избирательность реактивности к раздражителям

и, кроме того, их можно рассматривать как факторы, сенсибилизирующие связи между раздражителем и реакцией. Позже мы увидим, что существуют и другие пути влияния мотивационных факторов на поведение. Многие виды активности целенаправленны (в том

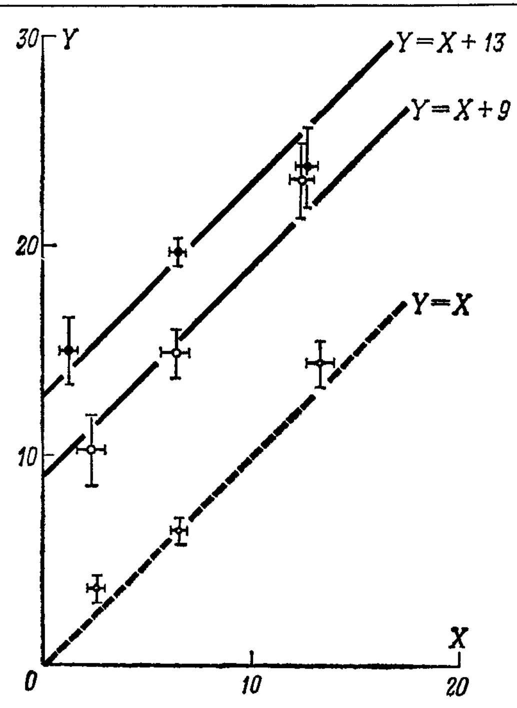


Рис. 100. Соотношение между числом звуковых реакций (стрекотание) сверчка в последние 15 с до стимуляции (ось абсцисс; стимулом служило проигрывание записи стрекотания) и в первые два 15-секундных интервала после стимуляции (ось ординат) [983].

Черные кружки — реакции при периоде следования стимулов 0,625 с, большие белые кружки — реакции при периоде следования стимулов 2,5 с, меньшие белые кружки — стимуляция отсутствует

смысле, в котором об этом говорится в разд. 25.6) и целевые раздражители могут служить подкреплением. Мотивационные факторы могут также определять цель (см. гл. 25).

11.1. ВЫВОДЫ

1. Увеличение активности, часто возникающее при депривации, в основном, по-видимому, обусловлено повышением реактивности к внешнему раздражению, а не прямым действием депривации на активность.

2. Изменения активности у крыс во время эстральных циклов, вероятно, связаны с изменением в «покрепляющей ценности» раздражения, вызывающего активность, а не с непосредственным действием эстрального цикла на активность.

3. Усиление факторов, вызывающих мотивацию данного типа поведения, сопровождается повышением избирательности реактивности к раздражителям.

4. Обычно это повышение избирательности не связано с влиянием мотивационных факторов на сенсорные механизмы.

5. Мотивационные факторы можно также рассматривать как факторы, сенсибилизирующие связь между раздражителем и реакцией. Между силой мотивационных факторов и силой раздражителя, необходимого, чтобы вызвать реакцию данной интенсивности, существует обратная зависимость.

6. Мотивационные факторы можно также описать как факторы, определяющие цель поведения.

ГЛАВА 12

МОТИВАЦИЯ И ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Проснувшись ранним весенним утром, зяблик может некоторое время петь песню, патрулируя в антрактах свой участок. При этом он, вероятно, будет угрожать любому другому самцу зяблика, оказавшемуся поблизости, или нападать на него. Затем он может слететь с дерева и некоторое время кормиться на земле, часто рядом с другими самцами, присутствие которых он терпит, пока расстояние между ними не уменьшится до нескольких метров. Покормившись, зяблик, возможно, взлетит на куст, почистит оперение, а затем снова примется петь. Практически его поведение представляет собой непрерывный переход от одних видов активности к другим.

Такие изменения поведения зависят, по-видимому, от изменений физиологического состояния организма, причем каждому состоянию свойственна определенная устойчивость. Тем не менее эти изменения, вероятно, не зависят от целого ряда постоянно действующих экстраневральных факторов, которые заведомо влияют на рассматриваемое поведение. Так, зяблик поет только при определенном гормональном состоянии и только на своей территории, а между тем ни то, ни другое не меняется, когда он, скажем, слетает кормиться. Это позволяет предположить, что экстраневральные факторы не оказывают прямого воздействия на рассматриваемые типы поведения; свое влияние они осуществляют через центральные нервные механизмы.

Точно так же реакция животного на раздражитель не остается постоянной, но изменяется во времени. Если затем раздражитель удалить, то изменение реактивности некоторое время сохраняется, что можно обнаружить при повторном предъявлении этого раздражителя (см., например, гл. 13). Если внешние по отношению к нервным механизмам факторы остаются постоянными, то происходящие изменения следует приписать функционированию нервных механизмов, осуществляющих эту реакцию.

Исходя из этого было постулировано некое «центральное состояние возбуждения», или «центральное мотивационное состояние», которое в течение некоторого времени осуществляет перенос влияния экстраневральных факторов, а также влияний от других отделов центральной нервной системы и «настраивает» организм в целом реагировать сильнее или реагировать определенным образом на определенные раздражители [181, 255, 570, 571, 1457, 1781, 1782, 2201, 2279, 2280].

Когда концепция «центрального состояния возбуждения» была впервые выдвинута Шеррингтоном, речь шла главным образом об изменениях возбудимости, сохраняющихся не более нескольких миллисекунд после прекращения раздражения афферентного нерва. Например, сокращение передней большеберцовой мышцы собаки можно вызвать путем раздражения различных кожных нервов. Если различные участки кожи раздражать близким к порогу током, то реакция будет максимальной при синхронной стимуляции и быстро уменьшается, если интервалы между раздражениями возрастают до 20 мс. Очевидно, первое раздражение вызывает центральное состояние возбуждения, которое сохраняется примерно в течение этого времени. Хотя опыты Шеррингтона и его сотрудников были посвящены главным образом рефлекторным реакциям на уровне спинного мозга, эту концепцию стали привлекать также для интерпретации более сложных реакций, имеющих совсем иное течение во времени.

Центральное состояние, постулированное для объяснения изменений поведения, конечно, нет нужды отождествлять с состоянием какой-то определенной части центральной нервной системы. Однако для удобства начнем с рассмотрения данных, указывающих на роль определенных центральных структур в изменениях мотивационного состояния. Большинство таких исследований проводилось на млекопитающих, и во многих из них (но не во всех) отмечалось значение гипоталамуса. Хотя гипоталамус действительно играет существенную роль в разных видах изменения реактивности, тем не менее их не следует приписывать исключительно состоянию определенных гипоталамических механизмов. Скорее здесь следует говорить о сложных нервных сетях, захватывающих большую часть центральной нервной системы. Концепция «центрального состояния возбуждения», полезная на первых этапах анализа, по мере его углубления отступает на задний план.

12.1. РОЛЬ СТРУКТУР ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Разрушение определенных участков мозга

Многочисленными исследованиями было показано, что локальные разрушения гипоталамуса специфически сказываются на поведении. Например, у крыс разрушение медиальных отделов гипоталамуса, в том числе вентро-медиальных ядер, приводит к развитию гиперфагии и ожирения, тогда как разрушение более латерально расположенных областей вызывает афагию — животные погибают от истощения при изобилии пищи. Таким образом, можно говорить о наличии в этих областях соответственно центров «насыщения» и «голода» [36, 1741, 2334]. Как мы увидим позднее, акт еды, вызванный повреждениями гипоталамуса, хотя и напоминает во многих отношениях естественный, отличается от него повышенной чувствительностью к вкусовым раздражителям. Локальные повреждения гипоталамуса

могут сказываться также на многих других типах поведения (см., например, [1928]), хотя при этом лишь в немногих случаях (см., например, [1536]) есть основания говорить о наличии реципрокности механизмов возбуждения и торможения.

Электрическое раздражение

Раздражая электрическим током определенные отделы гипоталамуса, можно вызвать характерные эффекты, как правило противоположные тем, которые отмечаются при разрушении этих отделов [1034]. Например, прямое электрическое раздражение латерального гипоталамуса вызывает у крыс пищевое поведение, а раздражение

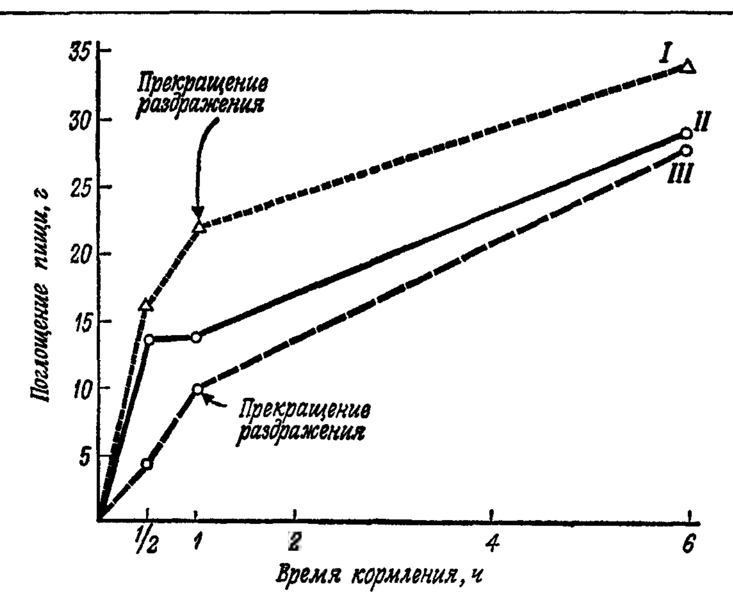
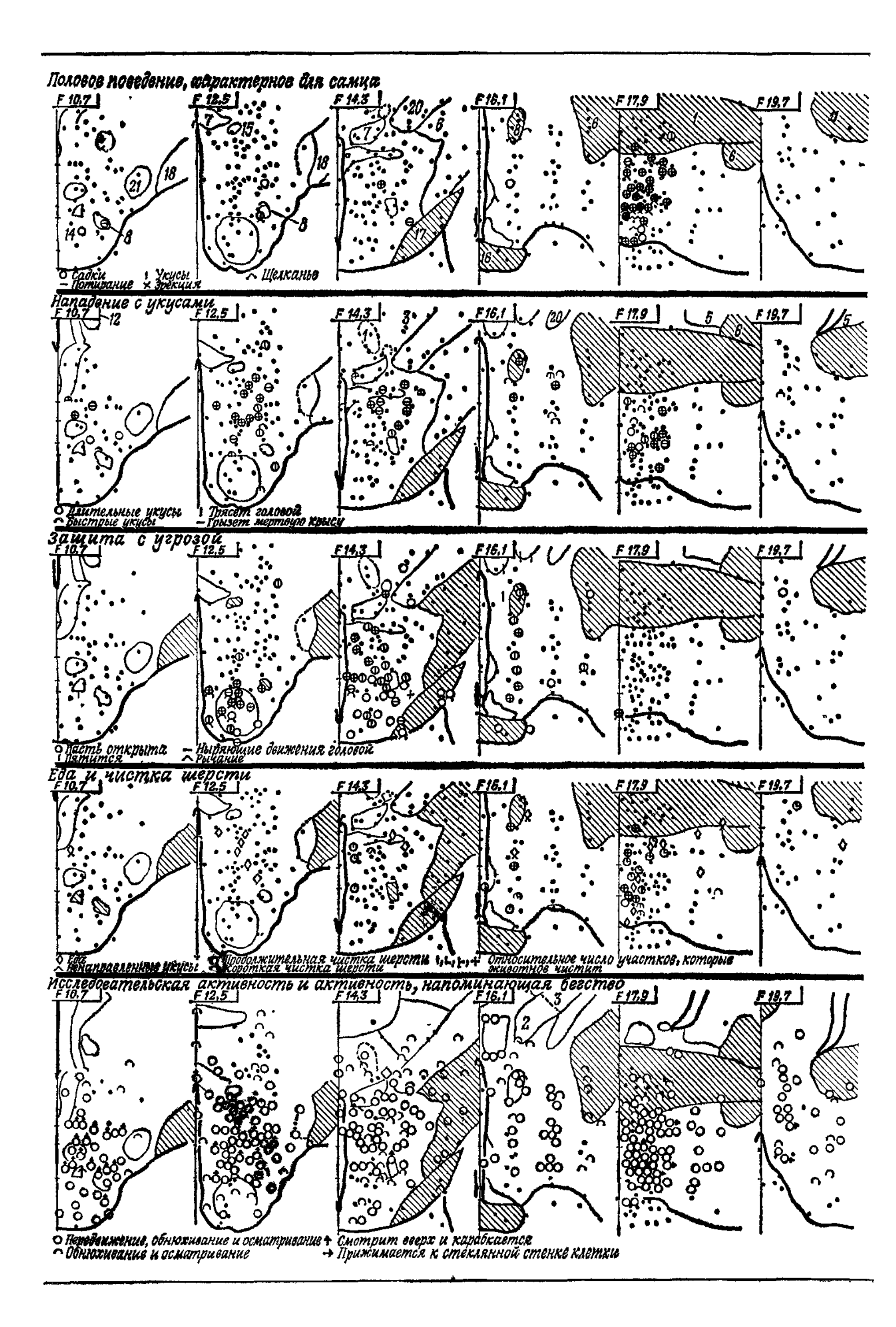


Рис. 101. Влияние раздражения латерального и медиального гипоталамуса на потребление пищи [2244].

При использованной интенсивности стимуляции соматические реакции не возникали. В первые полчаса интенсивность не изменялась, затем в течение получаса интенсивность раздражения через медиальный электрод слегка уменьшалась, а через латеральный —несколько увеличивалась.

I — латеральный электрод; *II* — контроль (раздражения нет); *III* — медиальный электрод.

вентро-медиальной области прекращает его [35, 36, 337, 1454]. В качестве примера на рис. 101 приведены данные, полученные при введении электродов одновременно в латеральную и медиальную области гипоталамуса крысы. Интенсивность раздражения обеих областей была одинаковой и не менялась в течение первого получаса каждого эксперимента; затем интенсивность раздражения через ла-



Половое поведение, характерное для самца
F 10.7
F 12.5
F 14.3
F 16.1
F 17.9
F 19.7
Садки
Потирание
Укусы
Эрекция
Щелканье
Нападение с укусами
Длительные укусы
Быстрые укусы
Трясет головой
Грызет мертвую крысу
Защита с угрозой
Пасть открыта
Пятится
Ныряющие движения головой
Рычание
Еда и чистка шерсти
Еда
Ненаправленные укусы
Продолжительная чистка шерсти
Короткая чистка шерсти
Относительное число участков, которые животное чистит
Исследовательская активность и активность, напоминающая бегство
Передвижение, обнюхивание и осматривание
Обнюхивание и осматривание
Смотрит вверх и карабкается
Прижимается к стеклянной стенке клетки

теральный электрод немного увеличивали, а через медиальный уменьшали. Перед началом каждого теста животное в течение 18 ч выдерживали без пищи. Несмотря на это, в период первого получасового раздражения через медиальный электрод наблюдалось заметное уменьшение потребления пищи. При раздражении через латеральный электрод наиболее заметное увеличение потребления пищи отмечалось во второй получасовой период эксперимента, тогда как в контроле (т. е. в отсутствие раздражения) крысы в этот период вообще прекращали кормиться. Количество потребляемой пищи через 6 ч после начала опыта было практически одинаковым во всех случаях. В отличие от того, что наблюдается при разрушении гипоталамуса, при электрическом раздражении не отмечалось изменений чувствительности к вкусовым раздражителям [2342].

К другим типам поведения, которые можно вызвать путем раздражения гипоталамуса через вживленные электроды, относятся потребление воды, нападение, бегство, ярость, реакции терморегуляции, мочеиспускание и дефекация, а также сон и двигательная активность. Особенно интересно, что электрическое раздражение может вызвать поиски места для сна, укладывание и засыпание; фактически у высших млекопитающих имеются по крайней мере два типа сна, которые контролируются различными отделами среднего и заднего мозга [1034, 1840].

На рис. 102 [2025] схематически представлено расположение некоторых точек, при раздражении которых наблюдались различные типы поведения. Эти данные были получены путем вживления в мозг животного многочисленных электродов и раздражения через каждый из них по очереди. Эксперименты проводились в специальной камере, куда помещали, например, пищу, воду, материал для гнезда и тому подобные предметы, с тем чтобы животные могли проявить самые разнообразные реакции. Каждый тип поведения изменялся в зависимости от места раздражения.

Акерт [17] в своем обзоре работ по млекопитающим показал, что между плацентарными и сумчатыми в этом отношении, по-видимому, существует близкое анатомическое сходство [2025]. Аналогичные результаты были получены на птицах [15, 16, 354].

Рис. 102. Электрическое раздражение гипоталамуса и преоптической области у опоссума *(Didelphys virginiana)* [2025].

На схематических изображениях срезов мозга представлены положения точек, раздражение которых вызывает положительные (черные кружки) и отрицательные мотивационные реакции; показаны схемы фронтальных срезов гипоталамуса и преоптической области, сделанных на расстоянии 10,7—19,7 мм кпереди от уровня интерауральной оси.

1 — передняя комиссура; *2* — переднее медиальное ядро таламуса; *3* — переднее вентральное ядро таламуса; *4* — центральное ядро; *5* — хвостатое ядро; *6* — внутренняя капсула; *7* — дорсальное ядро гипоталамуса; *8* — колонна свода; *9* — гиппокамп; *10* — ядро уздечки; *11* — комиссура гиппокампа; *12* — tractus habenulopeduncularis; *13* — латеральное ядро гипоталамуса; *14* — мамиллярное тело; *15* — мамилло-таламический тракт; *16* — зрительный перекрест; *17* — зрительный тракт; *18* — ножка мозга; *19* — nucleus filiformis pars paraventricularis; *20* — ретикулярное ядро; *21* — субталамическое ядро; *22* — область перегородки; *23* — мозговая полоска; *24* — таламус; *25* — вентро-медиальное ядро гипоталамуса.

Хотя иногда электрическое раздражение вызывает простые стереотипные движения, обычно оно дает физиологический эффект. Например, поведение часто определяется наличием соответствующего объекта (пищи, воды, полового партнера, брусков для грызения и т. д.) в зависимости от раздражаемого участка. Если соответствующие объекты отсутствуют, то проявляется только поисковое поведение (см., например, [951, 1120, 1511, 1588, 1589, 1741, 2023, 2453], а также данные по беспозвоночным [2059, 2061]).

Кроме того, электрическим раздражением можно вызвать интегрированные комплексы движений. На рис. 103 приведены некоторые примеры того, как сказывается на поведении голубей электрическое раздражение мозга; вызванные поведенческие реакции очень сходны с реакциями, наблюдаемыми при естественных групповых взаимодействиях, причем отдельные движения тесно взаимосвязаны, а поза и тонус различных частей тела точно соответствуют конкретным движениям. Аналогично электрическое раздражение некоторых участков гипоталамуса кошки сначала вызывает двигательную активацию, затем кошка принимает оборонительную позу, мяукает, шипит, фыркает и, наконец, нападает. Это поведение сопровождается реакциями вегетативной нервной системы, возникающими в таких случаях и у интактных животных. Как только раздражение прекращается, исчезает и агрессивное поведение, однако после этого некоторое время порог реакции остается пониженным (обзор Акерта [17]; [1034]). Часто наблюдаются довольно сложные цепи поведения. Например, раздражая у коз электрическим током область, контролирующую потребление воды и пищи, можно вызвать выработанную ранее инструментальную реакцию, подкреплявшуюся водой [44, 2653]. Вызванное электрическим раздражением поведение может взаимодействовать с естественным, в результате чего происходит либо их суммация, либо взаимное торможение, причем животные, по-видимому, способны вести себя таким образом, чтобы ослабить или затормозить вызванные электрическим раздражением движения [527].

Применение телеметрической техники при электрическом раздражении различных (не только гипоталамических) структур мозга обезьян, содержащихся в группе [528—531], позволило показать также, что вызванные раздражением сложные формы поведения оказываются организованными в соответствии с иерархическим положением других животных в группе, причем другие особи адекватно реагируют на вызванные электрическим раздражением действия сородича. В одном эксперименте обезьяну, занимающую подчиненное положение, обучили нажимать на рычаг, вызывающий раздражение хвостатого ядра доминирующей обезьяны, в результате чего ее агрессивность подавлялась. Все эти наблюдения неоспоримо свидетельствуют о том, что изменения, возникающие при электрическом раздражении, весьма близки к естественной активности рассматриваемых отделов мозга; в дальнейшем нам еще придется вернуться к этому вопросу.

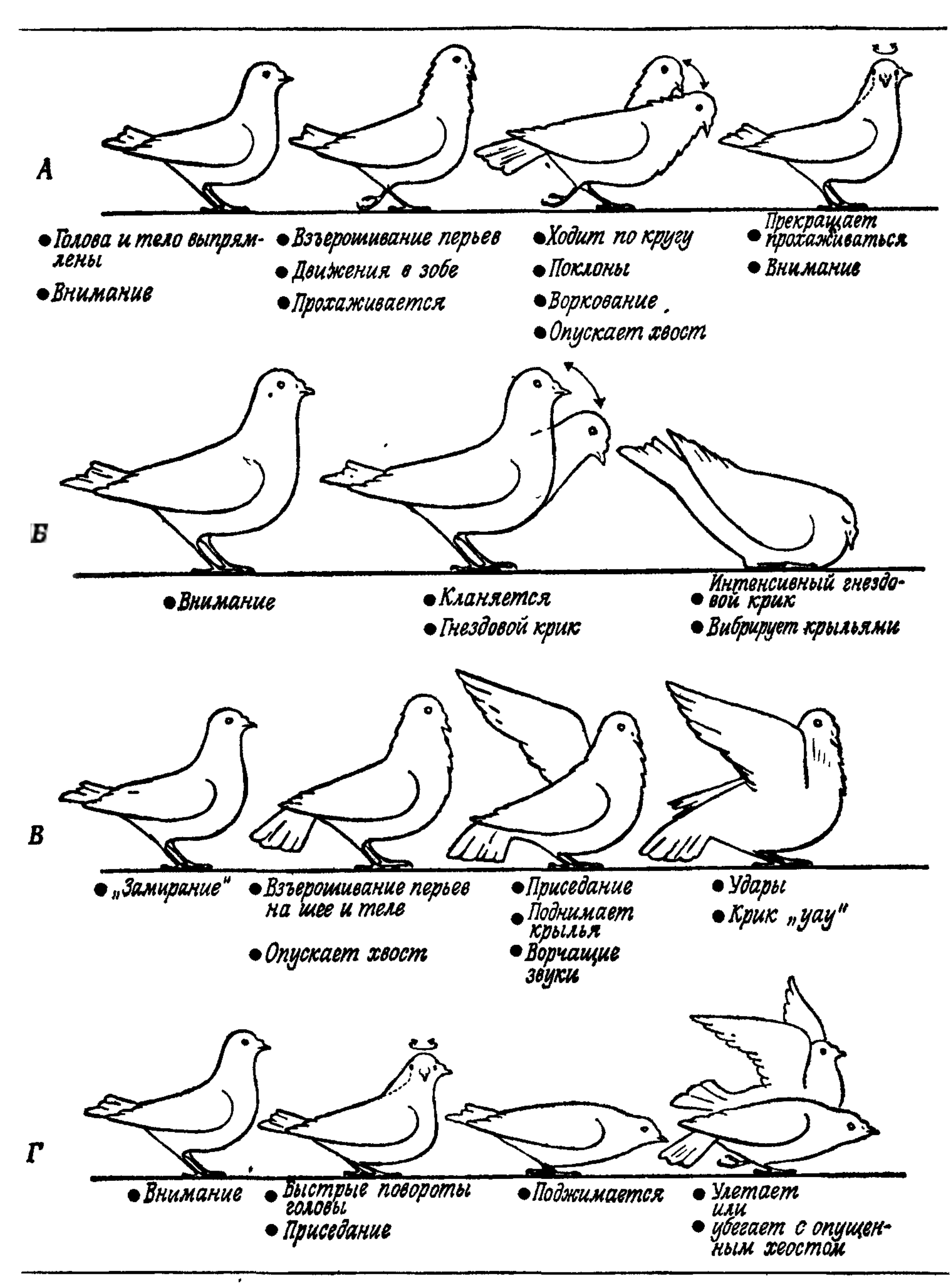


Рис. 103. Электрическая стимуляция мозга голубей [15].

А. Поклоны *Б.* Демонстрация на гнезде, вызванная 30-секундным раздражением преоптической области. *В.* Угроза при защите, вызванная 30-секундным раздражением серого вещества вентральной паравентрикулярной части промежуточного мозга. *Г.* Избегание, вызванное 30-секундным раздражением латерального гипоталамуса.

Как уже упоминалось (см. разд. 9.3), эффективность электрического раздражения мозга изменяется со временем, что указывает на внутреннее изменение реактивности. Фон Хольст и фон Сент-Пауль [1120] полагают, что такие изменения включают изменение «установки». Они указали, что любой форме поведения животных свойственна инерция, которая не сразу преодолевается раздражителями, вызывающими другую реакцию. Пример такого рода приведен на

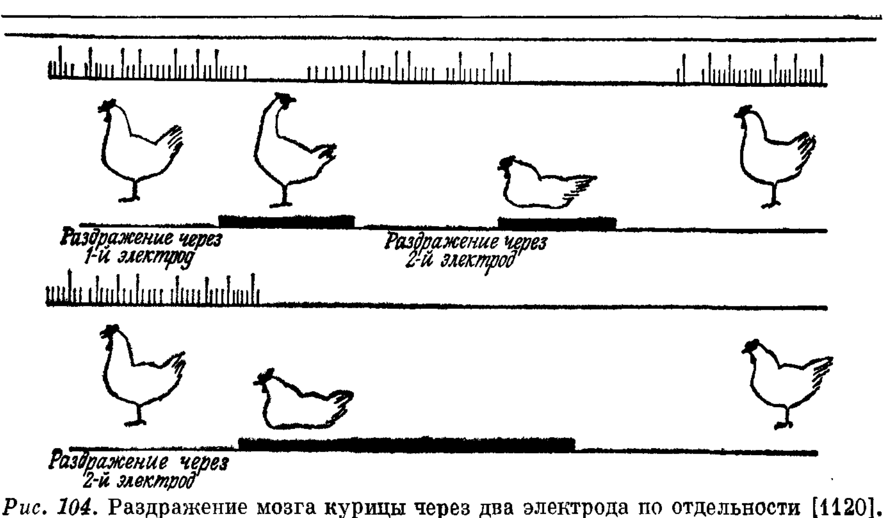


Рис. 104. Раздражение мозга курицы через два электрода по отдельности [1120].

На «кудахтанье» указывают вертикальные метки на верхней линии. Раздражение через 1-й электрод приводит к тому, что курица «оглядывается», а кудахтанье на короткое время прерывается. Раздражение через 2-й электрод заставляет курицу «присесть в сонливом состоянии», что также прерывает кудахтанье, но на больший срок; тем не менее кудахтанье снова возобновляется. Только после продолжительного раздражения через 2-й электрод кудахтанье совсем прекращается.

рис. 104. У кур первоначальная установка «кудахтать» лишь ненадолго прерывается электрическим раздражением, вызывающим «отворачивание головы»; раздражение, заставляющее курицу «присесть», прерывает «кудахтанье» более эффективно. Однако исходная установка сохраняется и проявляется сразу же после того, как раздражение снимается, если оно было кратковременным; лишь после продолжительного раздражения исходная установка исчезает совсем. Таким образом, электрическое раздражение, вероятно, вызывает в организме изменения, которые, по всей видимости, сохраняются дольше, чем длится само раздражение (см. также [952]). Обычно продолжительность таких эффектов невелика, но в некоторых случаях — при раздражении гипоталамуса — они оказываются весьма длительными. Так, Дельгадо и Ананд [532] обнаружили у кошек повышенное потребление пищи на второй день после раздражения латерального гипоталамуса. Смит [2244] получил аналогичные результаты на крысах.

Введение в мозг фармакологических препаратов, гормонов и метаболитов в определенные участки мозга

Введение в мозг различных биологически активных веществ может оказать специфическое воздействие на поведение. Мы уже рассмотрели пример такого воздействия на «дыхательный центр» в гипоталамусе, а также влияние введения эстрогенов в гипоталамус кошки (см. разд. 9.4). Известно, что микроинъекции гипертонического раствора хлористого натрия в гипоталамус козы вызывают усиление питьевого поведения [40]. Миллер в своих экспериментах с кошками показал, что после введения гипертонического раствора NaCl в мозг животные начинают выполнять выработанную ранее инструментальную реакцию, подкрепляемую водой; следовательно, введение раствора хлористого натрия вызывает состояние, сходное с естественной жаждой ([1742, 1744]; см. также разд. 12.2).

Исследования животных с повреждениями мозга показывают, что области, контролирующие потребление воды и пищи, в значительной мере перекрываются; однако эксперименты с использованием фармакологических препаратов указывают на их химическую специфичность. Гроссман [868] обнаружил, что при введении адренергических веществ в область, контролирующую потребление пищи, животное начинает есть, а при введении холинергических веществ — пить. Потребление воды в ответ на введение в область латерального гипоталамуса холинергического вещества карбахола точно так же прекращается в результате питья за счет обратной связи, как и в случае утоления естественной жажды. Кроме того, хотя присутствие воды в желудке тормозит питьевую реакцию, вызванную карбахолом, еще эффективнее в этом отношении действует смачивание водой полости рта. Таким образом, вызванное карбахолом потребление воды напоминает естественную питьевую реакцию ([1966]; см. также [1337]). В то же время акт еды, вызванный введением в гипоталамус норадреналина, отличен от реакции, вызываемой продолжительным голоданием, и напоминает реакцию, сопровождающую повреждения гипоталамуса в том отношении, что при введении норадреналина также возрастает вкусовая чувствительность (см. разд. 12.2; [298]). Однако этот эффект, по всей вероятности, достаточно сложен, и в данном случае явно имеет место взаимодействие таких факторов, как условия депривации, место раздражения и применяемые химические вещества. Хатчинсон и Рэнфрю [1202] обнаружили, что введение норадреналина в преоптическую область голодного животного вызывает усиление потребления воды, тогда как введение карбахола в передний гипоталамус животного, испытывающего жажду, уменьшает потребление воды.

Как мы уже видели (см. разд. 10.3), потребление воды и пищи частично может контролироваться изменениями в теплопродукции; не удивительно поэтому, что пищевую и питьевую реакции можно вызвать также тепловым раздражением преоптической области пе-

реднего гипоталамуса [42]. У млекопитающих и птиц тепловое раздражение определенных точек гипоталамуса также может вызвать реакции терморегуляции [16, 118, 914, 1972]; были обнаружены нейроны, реагирующие на изменения температуры ([1001, 1838]; см. также [489]). Фельдберг и Майерс [690] вызывали изменения температуры у кошек, вводя им в передний гипоталамус амины, а Майерс [1826] показал, что перфузия третьего желудочка мозга обезьяны-реципиента жидкостью из третьего желудочка обезьяны-донора вызывает у первой реакции терморегуляции в соответствии с температурой донора. Используя метод введения веществ в желудочки мозга, Майерс и Якш [1828] обнаружили, что аминергические вещества вызывают изменения пищевой реакции и температуры тела, а холинергические приводят только к температурным изменениям. Трудности, связанные с трактовкой опытов по химической активации гипоталамических механизмов, подчеркнуты в опубликованном недавно обзоре Майерса и Шарпа [1827], а механизмы, связанные с терморегуляцией, обсуждаются в работе Блая [278].

Проведенные в последнее время исследования показали, что интракраниальное введение (не обязательно в гипоталамическую область) различных веществ может вызвать не только кратковременные, но также стойкие изменения в поведении. У крыс, которым систематически вводили в желудочки мозга этиловый спирт, неожиданно обнаружилось стойкое «пристрастие» к потреблению этилового спирта умеренной концентрации; при гистологическом исследовании таких животных никаких морфологических изменений в мозгу обнаружено не было [1825].

Регистрация электрической активности различных отделов мозга

Другой метод заключается в регистрации во время опыта изменений электрической активности различных отделов мозга. Например, Бробек и др. [338] обнаружили, что препараты, снижающие аппетит, вызывают изменения ЭЭГ, сходные с изменениями, наблюдаемыми при барбитуратном наркозе во всех отделах гипоталамуса, за исключением медиальных ядер, активность которых, напротив, возрастает. Растяжение стенок желудка также является причиной активности в вентро-медиальном ядре [2189], но при гипергликемии активность вентро-медиальной области усиливается, а активность латеральных областей гипоталамуса незначительно уменьшается [37].

Самораздражение мозга

Другое возможное направление исследований, позволяющее получить сведения о центрах, расположенных в гипоталамусе,— эксперименты с использованием подкрепляющего эффекта электрического самораздражения через вживленные в мозг электроды. Олдс [1875—

1877] утверждает, что в тех отделах мозга, для которых характерен эффект подкрепления (см. разд. 9.3), имеются участки, где этот эффект усиливается введением андрогенов или голоданием (см. также [313]); это справедливо, по-видимому, как для млекопитающих, так и для птиц [817]. В исследованиях Хоубела и Тейтельбаума [1092] было показано, что латеральные и медиальные отделы гипоталамуса действительно контролируют у крыс самораздражение, подобно тому как они контролируют пищевое поведение. Раздражение центра насыщения подавляет не только потребление пищи, но и самораздражение через электрод, вживленный в латеральный гипоталамус. Наоборот, выключение (химическое) центра насыщения приводит и к более активному поглощению пищи, и к более энергичной самостимуляции латеральной области (см. также [715]). Спайс [2270] обнаружил, что крысы, которым предоставляли возможность выбирать между пищей и возможностью самораздражения, предпочитали последнее, несмотря на усиление голода; этот эффект отмечался только тогда, когда электроды находились в латеральном гипоталамусе.

Однако имеются данные, показывающие, что потребление пищи в результате контролируемого извне раздражения гипоталамуса и поведение при самораздражении могут зависеть от разных механизмов. Во-первых, пороги этих реакций различны. Кроме того, амфетамин, который, судя по многочисленным поведенческим тестам, уменьшает чувство голода, повышает порог пищевых реакций, вызванных внешним электрическим раздражением, и, наоборот, снижает порог при самораздражении [1743, 1954].

Миллер [1744, 1745] предположил, что существует связь между самораздражением и половым поведением. Он обнаружил, что при электрическом раздражении той области гипоталамуса, которая контролирует эйякуляцию, или соседних участков вероятность получить положительный эффект подкрепления больше, чем при раздражении других отделов (см. также [1012, 1877]). Кагиула [392], вживляя электроды в задний гипоталамус, обнаружил, что частота самораздражения увеличивается под влиянием тестостерона. Электрическое раздражение той же области заставляет самцов спариваться с самками в эструсе или нажимать на рычаг, обеспечивающий к ним доступ, причем половая активность сохраняется и после эйякуляции.

Одно из возможных объяснений этого явления заключается в том, что самораздражение происходит только при одновременном возбуждении мотивационной и подкрепляющей систем. Кунс и Крюс [462] обнаружили, что крысы будут нажимать на рычаг, обеспечивающий самораздражение соответствующего участка мозга током, слегка превышающим пороговую величину, только в том случае, когда рядом находится пища; в противном случае они не будут выполнять эту инструментальную реакцию. При более сильном токе самораздражение продолжается, даже если пища отсутствует. Кунс и Крюс предположили, что в последнем случае происходит распространение

электрического раздражения, в результате чего активируются механизмы обратной связи, соответствующие данному побуждению. Чем интенсивнее раздражение механизмов побуждения, тем шире диапазон тех видов обратной связи, которые могут служить подкреплением. Согласно этой точке зрения, сенсорная обратная связь может быть весьма неспецифичной, а самораздражение возможно потому, что раздражители, служащие подкреплением, имеются почти всегда (см. также гл. 24).

12.2. ХАРАКТЕР ПОСЛЕДСТВИЙ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ЦЕНТРАЛЬНУЮ НЕРВНУЮ СИСТЕМУ

Приведенные выше данные в целом с определенностью свидетельствуют о существовании специфических механизмов, играющих важную роль в контроле таких форм поведения, как пищевое, питьевое, половое и т. д. Необходимо, однако, остановиться на некоторых важных возражениях и оговорках.

Одно из возможных возражений по поводу результатов электрического раздражения мозга сводится к тому, что такое раздражение не вызывает специфических ответов, а приводит к увеличению общей активности. На это возражение исчерпывающе ответили Кунс и др. (цит. по [1743]). Крысам вводили в мозг электроды таким образом, что раздражение через них вызывало только пищевую реакцию. Если опыт ставили с накормленными, но испытывающими умеренную жажду животными, то они отходили от поилки и шли к месту, где, как им было известно, находилась пища. Если бы действие раздражения сводилось к активации доминантного, но в данном случае подпорогового поведения, то крысы, вместо того чтобы отправиться к пище, должны были бы продолжать пить воду.

Еще один связанный с первым вопрос состоит в следующем: насколько «жестко» гипоталамические структуры, активируемые при электрическом раздражении, связаны с тем или иным типом мотивированного поведения? Валенштейн и др. [2449] раздражали мозг крыс, помещенных в камеру, в которой находились пища, вода, предметы, которые можно грызть, и т. д. Каждое животное обычно обнаруживало только какой-либо один тип активности. Затем предмет, соответствующий данному поведению, убирали, а мозг животного продолжали так же раздражать, но уже в присутствии других предметов. Обычно при этом появлялся новый тип поведения, направленный на какой-нибудь из оставшихся предметов, причем этот тип поведения сохранялся, по крайней мере до некоторой степени, даже после возвращения убранных предметов. Итак, хотя было неоднократно показано, что реакции, вызванные электрическим раздражением одного и того же участка, воспроизводимы и что раздражение разных участков вызывает различные реакции, описанные эксперименты позволяют говорить об определенной пластичности связи

между структурами гипоталамуса и возникающими при их раздражении реакциями.

Хотя раздражение и разрушение различных участков центральной нервной системы могут влиять на сложные цепи поведения в целом, однако не на все элементы такого поведения они влияют одинаково. Разрушения гипоталамуса, приводящие у крыс к гиперфагии, а следовательно, усиливающие, вероятно, пищевую мотивацию, одновременно вызывают снижение частоты нажатий на рычаг, подкрепляемых пищей, повышение чувствительности к хинину и уменьшение скорости побежек к пище. Таким образом, эти повреждения по-разному отражаются на различных аспектах поведения ([629, 1741]; см. также Чой, цит. по [1743]).

Последствия разрушения различных участков гипоталамуса на самом деле весьма сложны и могут заключаться не просто в выключении какой-то одной группы поведенческих реакций или одного из видов контроля. Бóльшая часть имеющихся данных относится к пищевому поведению. Как мы уже видели, у крыс при разрушении участков вентро-медиального гипоталамуса наблюдается тенденция к гиперфагии. Однако в этом случае нельзя говорить просто об усилении пищевой мотивации: хотя крысы с такими повреждениями съедают больше пищи, чем нормальные, инструментальную реакцию с пищевым подкреплением они выполняют менее энергично.

Имеются более подробные наблюдения за поведением таких животных. После операции у крыс наступает «динамическая» фаза, во время которой они прибавляют в весе, так что у них развивается «ожирение». Затем количество потребляемой пищи снижается и ненамного превышает норму, а вес стабилизируется на новом, более высóком уровне (рис. 105). При кормлении жидкой пищей такие животные «переедают» за счет того, что едят хотя и не чаще нормальных животных, но значительно больше за один раз. Это позволяет предположить, что у них «разлаживается» механизм кратковременного насыщения. Однако стабилизация веса тела на новом уровне говорит о том, что повреждение вентро-медиальной области нарушает действие механизма, регулирующего прием пищи в соответствии с весом тела. Если животных с ожирением не кормить несколько дней, а затем предоставить им свободный доступ к пище, то они едят очень много, пока их вес не достигнет прежнего высокого уровня, на котором он снова стабилизируется. Напротив, если у нормальных, интактных животных вызвать ожирение, то повреждения вентро-медиального гипоталамуса почти не скажутся на количестве потребляемой пищи. Тейтельбаум [2336] предположил, что гипоталамические центры насыщения чувствительны к каким-то факторам, возможно к циркулирующим в крови метаболитам, связанным с состоянием жировых отложений. Если крысам, у которых в результате повреждений вентро-медиальных отделов гипоталамуса развилась гиперфагия, давать твердые пищевые таблетки, то они съедают не только больше за один раз, но и едят чаще, чем нормальные крысы; дело

в том, что с таблетками они получают за одну еду меньше калорий, чем с жидкой пищей.

Один из факторов, влияющих на количество пищи, потребляемой такими животными,— повышение вкусовой чувствительности. Так, животные, у которых развилась гиперфагия, начинают потреблять меньше пищи, если к ней подмешать хинин даже в очень малых коли-

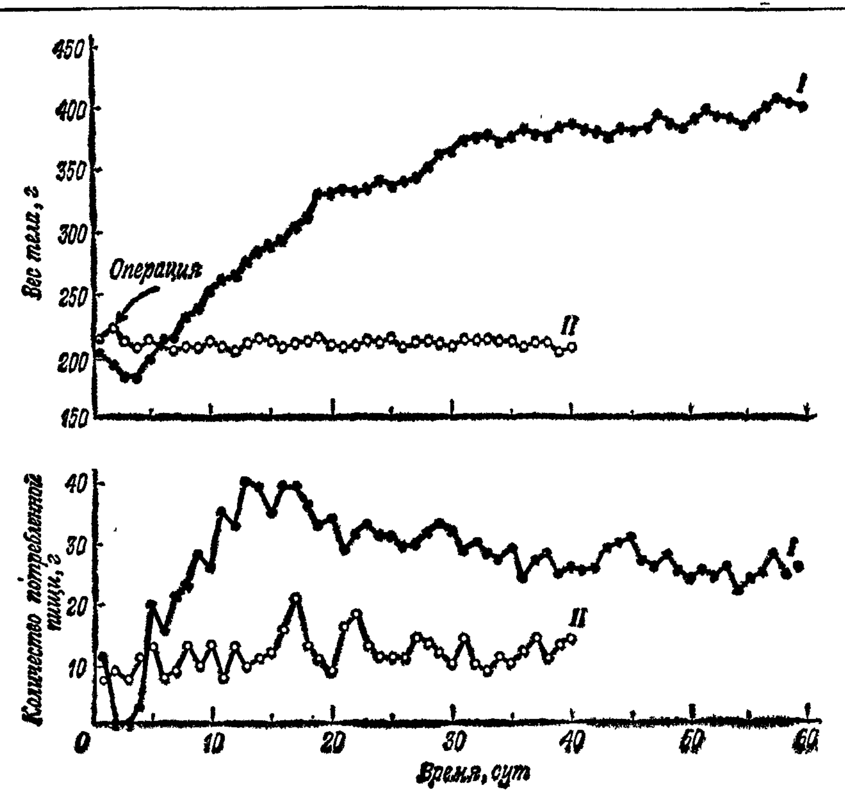


Рис. 105. Вес тела после операции и количество потребляемой ежедневно пищи у крысы с гипоталамической гиперфагией *(I)* по сравнению с неоперированной контрольной крысой *(II)* [2334, 2337].

чествах, не улавливаемых нормальными животными; в то же время если предлагать им более вкусную пищу, то гиперфагия усиливается [468, 2334]. Однако «гипоталамическая» гиперфагия обусловлена не только повышением чувствительности к вкусовым раздражителям. У крыс с повреждениями гипоталамуса, которые могли вводить себе пищу непосредственно в желудок (см. рис. 95 и 96), несмотря на отсутствие раздражения ротовой полости и глотки, наблюдались признаки гиперфагии; однако ожирение было при этом небольшим;

при введении небольшого количества пищи через рот отмечалось дальнейшее усиление гиперфагии и быстрое увеличение веса [1603]. Томас и Майер [2354] недавно показали,что животные с гиперфагией сами регулируют количество съедаемой пищи (общее число калорий) независимо от раздражения пищей полости рта. Хотя такие крысы съедают за один раз больше, они, как и интактные крысы, способны поддерживать число получаемых при каждом кормлении калорий в строгих пределах, даже если им вводят жидкий корм непосредственно в желудок, что заметно изменяет «удельную» калорийность питательной смеси. Сама быстрота наступления реакций на такие желудочные вливания свидетельствует о роли желудочных хеморецепторов. При изменении объема и калорийности поглощаемой питательной смеси происходит соответствующее изменение (хотя и в разной степени) частоты приема пищи как у крыс с выраженной гипоталамической гиперфагией, так и у нормальных крыс.

Во всяком случае, до сих пор пока не ясно, существует ли четкая связь между гиперфагией и повышенной чувствительностью вкусовых рецепторов или же это независимые явления. Грэфф и Стеллар [838] с помощью метода разрушения очень небольших участков вентро-медиального гипоталамуса показали, что нервные механизмы, ответственные за гиперфагию и вкусовую чувствительность, не совпадают, хотя и локализованы в перекрывающихся областях. Истинная причина увеличения «разборчивости» в пище у крыс с гипоталамической гиперфагией неясна. Поскольку одновременно наблюдается снижение толерантности к воде с добавкой хинина у крыс, испытывающих жажду, сказанное выше относится не только к чувству голода [467, 1405, 1833]. Речь идет даже не о возрастании чувствительности к хинину, а о понижении толерантности к отвергаемым веществам [1777]. Хотя повышенная «разборчивость» обусловлена нарушением механизма насыщения, ее природу можно понять только в связи с той составляющей насыщения, которая уменьшается, и с учетом изменения насыщения во времени [2079]. Кроме того, как показал Тейтельбаум [2337], при повреждениях области вентро-медиального гипоталамуса, помимо увеличения потребления пищи, возникает еще целый ряд изменений: «увеличивается эмоциональная возбудимость животных, их раздражительность, прерывается половое поведение и снижается общий уровень активности» (см. также [2241]). Таким образом, разрушение различных участков вентро-медиального гипоталамуса вызывает целый ряд потенциально независимых изменений, в частности снижение пищевой мотивации, оцениваемой по инструментальным реакциям (см. разд. 8.1), расстройство функции механизма насыщения, ведущее к гиперфагии, повышение вкусовой чувствительности, что, возможно, составляет часть более общих аффективных изменений.

Столь же многообразны последствия разрушений в области латерального гипоталамуса. Они всегда вызывают афагию и адипсию, но в этом случае возможно восстановление функций. Если оперирован-

ных животных предоставить самим себе, то они погибают от истощения при изобилии воды и пищи. Однако их существование можно поддерживать принудительным кормлением. Постепенно они начинают кормиться самостоятельно, если им предлагают особенно вкусную размоченную пищу, однако едят недостаточно для поддержания нормального веса; от воды они в это время еще продолжают отказываться. В дальнейшем крысы начинают самостоятельно регулировать количество потребляемой воды, поглощая размоченный вкусный корм, но продолжают отказываться от сухой пищи и воды. Позднее они начинают нормально поедать сухой корм и пить воду.

У крыс, оправившихся от гипоталамической афагии до такой степени, что они способны поддерживать свое существование самостоятельно, сохраняются характерные нарушения. На холодную или разжиженную пищу они реагируют увеличением ее потребления, однако при гипогликемии, вызванной инсулином, этого не наблюдается. Из этого можно сделать вывод, что некоторые факторы, контролирующие количество потребляемой пищи, воздействуют непосредственно на механизмы латерального гипоталамуса, минуя вентромедиальный центр насыщения. Это также указывает на то, что влияние приема разжиженной или холодной пищи на общее ее потребление в норме не является следствием снижения абсолютного уровня глюкозы в крови [657].

Изменения, наступающие при повреждении или раздражении латерального гипоталамуса, зависят также от точной локализации воздействия. Например, раздражение наиболее латеральных отделов вызывает у сытых животных акт еды и попытки преодолеть решетку, отгораживающую пищу, а при раздражении более медиально расположенных отделов отмечается только первая из этих реакций [1784].

По-видимому, разрушения в латеральном гипоталамусе затрагивают мотивационные системы, однако на этот счет имеются и другие предположения. Была исследована возможность того, что у крыс с гипоталамической афагией нарушается способность к еде [116]. Оказалось, что животные, обученные добывать пищу, нажимая на рычаг, продолжали нажимать на него и после операции. Кроме того, крысы, которые могли вводить себе пищу непосредственно в желудок, нажимая на рычаг, продолжали выполнять эту инструментальную реакцию и после операции, хотя проявляли все признаки афагии и адипсии, когда им давали возможность поедать пищу и пить воду обычным путем. Исходя из этого было высказано предположение, что повреждения в области латерального гипоталамуса вызывают главным образом нарушения моторики пищевого акта, т. е. истинную афагию. Однако Роджерс и др. [2027] обнаружили, что, когда оправившимся от афагии крысам давали на выбор либо нормально есть вкусную пищу, либо вводить ее непосредственно в желудок, они всегда прибегали к первому способу. Было высказано предположение, что результаты Бэйлли и Моррисона [116] объясняются тем, что

в их экспериментах животным предлагали недостаточно вкусную пищу.

Таким образом, исследования пищевого поведения крыс при повреждениях гипоталамуса показали, что любые представления о некоем простом «механизме пищевого поведения» или даже о реципрокных центрах голода и насыщения всего лишь упрощение. При интерпретации опытов с электрическим раздражением структур мозга также следует избегать упрощения: хотя вызванное раздражением мозга поведение часто сильно напоминает естественное (см. разд. 12.1), следует все же выяснить, действительно ли оно имеет все признаки нормально мотивированного поведения. Детальные исследования, проведенные Миллером и др. [1743—1745], выявили всю сложность этой проблемы. С одной стороны, было обнаружено, что раздражение мозга вызывает изменения, аналогичные тем, которые наблюдаются при естественном голоде. Например, такое раздражение побуждает накормленную крысу есть твердую или пить жидкую пищу, воспроизводить выработанные ранее пищедобывательные навыки, заставляет крысу, испытывающую умеренную жажду, покидать поилку и отправляться на поиски спрятанного корма. Кроме того, порог пищевой реакции, вызываемой электрическим раздражением, повышается при введении животному декстроамфетамина (препарат, снижающий аппетит, ср. стр. 299), а прекращение раздражения, подобно пище, может служить подкреплением при обучении в Т-образном лабиринте (см. также [951]). Однако имеются участки, раздражение которых служит положительным подкреплением, но не вызывает пищевой реакции; кроме того, пороги раздражения, вызывающего подкрепляющий эффект и влияющего на пищевое поведение, различны. Таким образом, положительное подкрепление и акт еды, вероятно, являются независимыми следствиями раздражения [1743, 2342].

Миллер с сотрудниками обнаружили, что реакция «тревоги», вызванная у кошек раздражением головного мозга, обладает всеми функциональными признаками естественной реакции на боль или страх: 1) раздражение может вызывать мотивацию, а его прекращение — служить подкреплением при обучении методом проб и ошибок; 2) эта реакция может быть использована для выработки условных рефлексов; 3) она может быть использована как условный раздражитель при выработке экспериментальных неврозов в ответ на определенную ситуацию, в результате чего даже в отсутствие раздражения кошки начинают избегать этих ситуаций; 4) она может служить наказанием при обучении голодных кошек избегать пищи. Аналогично готовность к осуществлению реакции нападения, вызванная раздражением гипоталамуса кошки, и вызывает мотивацию, и может служить раздражителем. Например, когда у кошки в результате раздражения соответствующих отделов мозга наблюдается готовность к нападению или стремление задушить крысу, животное обучается находить в Y-образном лабиринте объекты, соответствующие данному

поведению [2023, 2024]. В то же время вызванная электрическим раздражением мозга реакция ярости, внешне идентичная реакциям, возникающим в ответ на болевое раздражение периферических рецепторов, отличается от них почти совершенной непригодностью для выработки условных рефлексов; кошка, у которой путем раздражения мозга вызывается реакция бегства, легко обучается реакции избавления и лишь с трудом — реакции избегания. Миллер комментирует эти факты следующим образом: «При исследовании мотивационных эффектов раздражения центральной нервной системы нет ничего само собой разумеющегося».

Наконец, остается подчеркнуть, что для вызванных реакций более важна сенсорная обратная связь, а не определенный характер движений. При раздражении центра «голода» крыса не будет пить чистую воду, но подслащенную воду или молоко она пьет, даже если ее недавно накормили. Очевидно, раздражение порождает у животного стремление реагировать таким образом, чтобы обеспечить определенный тип сенсорной обратной связи [1743]. Как мы видели, при реакции агрессии, вызванной у кошек раздражением гипоталамуса, оказывается небезразличным объект, на который реакция направлена [1511], и те объекты, которые соответствуют вызванному поведению, могут служить подкреплением [2023, 2024].

12.3. СЛОЖНОСТЬ ЦЕНТРАЛЬНЫХ НЕРВНЫХ МЕХАНИЗМОВ

Как будет показано, «центральные состояния возбуждения», накапливающие общее возбуждение, которое может вылиться в специфические формы активности, не определяются рассмотренными выше центральными нервными механизмами. Скорее они составляют часть механизмов, посредством которых экстраневральные мотивационные факторы могут вызвать облегчение связи «стимул — реакция» (см. гл. 10). По-видимому, дело обстоит даже еще сложнее, так как животное может изменять свое поведение, с тем чтобы отыскивать соответствующие раздражители — иными словами, ставить перед собой цель (см. гл. 25).

Хотя о гипоталамических структурах, которые мы рассматривали, часто говорят как о центрах, очевидно, они не имеют определенной анатомической локализации. Точки, электрическое раздражение которых вызывает различные поведенческие акты, разбросаны вперемешку, так что образуется своего рода мозаика (рис. 102). Ввиду разнообразия функций, приписываемых гипоталамусу, многообразию оказываемых им влияний, множеству эффекторов, на которые он воздействует, любая попытка интерпретировать его деятельность, исходя из представления о наличии функционально различных центров, выглядела бы крайним упрощением. Следует подчеркнуть, что для многих функционально различных категорий поведения характерны одинаковые реакции. Например, сердечно-сосудистые изменения сопровождают и поведение при защите (драку, бегство, страх), и терморегуля-

цию, и половое поведение, и т. д. Очевидно также, что между механизмами, контролирующими различные виды активности (например, еду, питье, терморегуляцию), существует сложная взаимосвязь [2337].

Кроме того, хотя большинство экспериментов по электрическому раздражению проведено на гипоталамусе и хотя значение гипоталамуса в регуляции рассматриваемых видов поведения несомненно, не следует делать вывода, что реактивность организма зависит исключительно от состояния гипоталамических механизмов. Ясно, что здесь важны также другие отделы нервной системы. Приведем несколько примеров, показывающих, насколько широко представлены те отделы мозга, раздражением которых можно вызвать реакции того же типа, что и рассмотренные выше.

У крыс гиперфагию может вызвать повреждение не только гипоталамуса, но и переднего мозга [2003]. При повреждении перегородки крысы активнее лакали сахарный раствор независимо от его концентрации, а также от степени пищевой депривации, что, по-видимому, связано с увеличением побуждающей роли подкрепления [211]. Было обнаружено, что холинергические и адренергические воздействия на вентральную часть амигдалы вызывают изменения пищевых и питьевых реакций, так же как и холинергические воздействия на область перегородки [869, 870].

Хотя, как мы знаем, в гипоталамусе находятся механизмы, играющие существенную роль в половом поведении, известно, что в контроле этой формы поведения принимают участие также другие отделы мозга. Например, Бич [179, 182] показал, что удаление коры больших полушарий приводит к тем бо́льшим нарушениям полового поведения, чем обширнее удаленный участок коры. Однако при этом нарушения выражаются не в выпадении каких-то элементов половых реакций, а в общем снижении полового побуждения, которое можно компенсировать введением андрогенов, причем чем значительнее повреждения, тем больше андрогена требуется для восстановления поведения до нормального уровня. Создается впечатление, что кора оказывает возбуждающее влияние на половое поведение, синергичное действию андрогенов. Сходные результаты получены в экспериментах с разрушением больших полушарий мозга у голубей (гл. 10).

Приведем еще один пример: так называемая реакция «псевдоярости» исчезает у кошек при повреждении различных участков гипоталамуса и вызывается раздражением гипоталамуса, амигдалы и среднего мозга; у кошек с удаленными большими полушариями эта реакция может сохраняться. Однако нормальная реакция зависит от сложных взаимодействий между большими полушариями и промежуточным мозгом. Например, в то время как при удалении коры больших полушарий у животных может появиться покорность, удаление некоторых частей обонятельного мозга приводит к усилению реакций ярости. Реакция ярости у кошек, возникающая при раздражении гипоталамуса, не направлена на какой-либо определенный объект, имеет очень низкий порог и характеризуется практически полным отсутствием последейст-

вия: в отличие от естественной реакции ярости эта реакция исчезает почти сразу же после прекращения раздражения [125]. По-видимому, выражение реакции зависит в первую очередь от гипоталамуса, тогда как ее включение и регуляция происходят на более высоких уровнях [17, 1590]. Но даже такое представление может оказаться крайне упрощенным. Дело в том, что разрушения передних отделов этой системы не изменяют порога реакции на электрическое раздражение, наносимое более каудально, тогда как разрушения (коагуляция) в среднем мозге и гипоталамусе сначала блокируют возникновение агрессивного поведения при более ростральном раздражении, однако через две недели раздражения, наносимые рострально, снова могут вызвать реакцию ярости, но уже с более высоким порогом [355]. Обзоры современного состояния этой проблемы принадлежат Брэйди [312] и Стеллару [2280]; особое значение лимбической системы подчеркнуто в работах Прибрама (см., например, [1958]) и Вейскранца [2530].

Харвуд и Ваулс [952] обнаружили, что у горлицы (*Streptopelia risoria*) сходное по типу поведение можно вызвать раздражением переднего мозга, гипоталамуса и среднего мозга, однако характер вызываемых реакций заметно различается в зависимости от раздражаемого отдела. Реакции, вызванные раздражением переднего мозга, не направлены на какой-либо раздражитель, отличаются значительной вариабельностью и имеют длительные и разнообразные последействия. Напротив, поведение, возникающее в результате раздражения среднего мозга, тесно связано с раздражителями, стереотипно, не имеет последействия и аффективных составляющих и не зависит от внешних воздействий; возможно, в этом случае происходит просто возбуждение соответствующей двигательной системы. Электрическое раздражение переднего гипоталамуса горлицы вызывает сильно изменчивое поведение, создающее впечатление, что у птицы возникает галлюцинация — она ведет себя так, словно видит опасность. Совершенно очевидно, что при раздражении этих трех отделов мозга активируются различные в функциональном отношении части сложной системы, контролирующей сходное по типу поведение.

Другой пример — пищевое поведение голубей, зависящее от системы структур, представленных на различных уровнях головного мозга. Его организация связана с тройничным нервом и его сенсорным ядром, а также с лимбическими и стриарными структурами. Разрушения любого компонента этой системы приводят к нарушениям пищевого поведения; в некоторых случаях удалось расчленить сенсомоторные и мотивационные влияния [2670, 2672].

Даже у низших позвоночных механизмы стволовых отделов мозга не только служат центрами периферических двигательных реакций, но также осуществляют интеграцию сенсорной и проприоцептивной информации. У лягушек *Xenopus* обнимательная реакция полового партнера, а также пищевые реакции контролируются спинномозговыми механизмами и возникают в ответ на соответствующую аффере-

нтную информацию даже у животных, у которых мозг перерезан непосредственно впереди корешка тройничного нерва. Однако инициирование пищевой реакции и обнимательного рефлекса, а следовательно, и функционирование соответствующих систем контроля зависят от целостности как сенсорной, так и моторной иннервации заднего мозга ([1204], см. также [1205]).

В заключение следует сказать, что флуктуации поведения, возникающие независимо от изменения экстраневральных факторов, а также устойчивость эффектов, вызываемых раздражением головного мозга, указывают на существование центральных состояний, которым свойственна значительная устойчивость. Однако гипотеза о «механизмах центрального возбуждения», обусловливающих длительные изменения реактивности, если придерживаться ее слишком строго, может привести к чрезмерному упрощению. Механизмы, связанные с изменениями реактивности на константный стимул, представляют собой сложные, разветвленные по всей центральной нервной системе сети, имеющие различные в функциональном отношении участки. Очевидно, что они не накапливают возбуждения, но могут подвергаться как тормозным, так и возбуждающим воздействиям, причем торможение часто может быть результатом обратной связи. В некоторых случаях регуляция поведения достигается взаимодействием центральных механизмов возбуждения и торможения. Это было давно установлено для дыхательного центра (гл. 3), и нам известно об аналогичной организации механизмов пищевого (стр. 290—292), а также полового (см. стр. 291) поведения крыс. В случае пищевого поведения петли обратной связи могут быть значительно сложнее, чем указано в этой главе [2078].

12.4. ВЫВОДЫ

1. В естественных условиях у животных наблюдаются изменения поведения, зависящие, по-видимому, от изменений физиологического состояния, причем каждому состоянию свойственна определенная устойчивость во времени. Эти изменения, вероятно, не зависят от постоянно действующих экстраневральных факторов (например, гормонов, внешних раздражителей), заведомо влияющих на данное поведение. Возникло предположение, что рассматриваемые виды активности не зависят непосредственно от экстраневральных факторов, а определяются состоянием нервных механизмов, опосредующих действие этих факторов.

2. Физиологические данные, свидетельствующие о существовании таких механизмов, получены в экспериментах с разрушением, химическим и электрическим раздражением и регистрацией электрической активности центральной нервной системы, а также в экспериментах с самораздражением головного мозга.

3. В некоторых случаях поведение, вызванное экспериментальными воздействиями, имеет стереотипный аномальный характер,

но в других случаях наблюдаются признаки нормально мотивируемого поведения. В ряде экспериментов показано, что центральные механизмы не контролируют определенные двигательные акты, а влияют на чувствительность к раздражению.

4. В некоторых случаях контроль зависит от реципрокных механизмов торможения и возбуждения, однако их природа и взаимодействие значительно сложнее, чем это следует из самих понятий «торможения» и «возбуждения».

5. Центральные нервные механизмы, о которых идет речь, представлены диффузно, а не локализованы в определенных участках центральной нервной системы.

ГЛАВА 13

КРАТКОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РЕАКТИВНОСТИ В РЕЗУЛЬТАТЕ ОПЫТА

По мере того как животное ест, его стремление продолжать еду постепенно ослабевает. Как было показано в гл. 10, это, по крайней мере отчасти, является результатом поглощения пищи. Но даже в тех случаях, когда никаких новых источников раздражения, сравнимых с пищевым, нет, выполнение текущей реакции часто бывает связано с увеличением или уменьшением вероятности ее появления в следующий раз: активность сопровождается установлением положительной или отрицательной обратной связи. Если, например, у птенцов некоторых воробьиных при помощи соответствующего раздражителя многократно вызывать реакцию выпрашивания, они перестают реагировать на этот раздражитель; подобное снижение реактивности — следствие предъявления раздражителя и может быть либо непосредственным результатом восприятия раздражителя, либо результатом гуморальных или проприоцептивных последствий реакции, либо прямым следствием активности нервных механизмов, лежащих в основе реакции.

В этой главе мы рассмотрим подобные изменения реактивности, причем основное внимание будет уделено кратковременным изменениям; последствия стойких и длительных изменений обсуждаются в третьей части. Рассматриваемые здесь изменения реактивности имеют важное значение и для разработки эксперимента, и для теоретических построений, а между тем ими нередко пренебрегают. Чтобы показать, сколь широко они распространены, рассмотрим ряд примеров.

13.1. СНИЖЕНИЕ РЕАКТИВНОСТИ В ОТСУТСТВИЕ МЫШЕЧНОГО УТОМЛЕНИЯ И СЕНСОРНОЙ АДАПТАЦИИ

Снижение реактивности может, конечно, наступить в результате утомления, вызванного накоплением продуктов обмена веществ. Так, у плодовой мушки способность к полету может снизиться независимо от способности к ходьбе; это снижение происходит в результате истощения запасов углеводов, которые необходимы для полета, но не для ходьбы [2599].

Мышечное утомление не является, по-видимому, основным фактором, поскольку после затухания данной реакции те же самые эффекторы могут принимать участие в другой реакции. Если у лягушки

раздражать кожу на спине, то она будет потирать это место лапой. Францискет [737] исследовал процесс ослабления этой реакции, нанося раздражение по 100 раз подряд (каждая такая серия занимала примерно 17 мин). Через несколько дней доля раздражений, вызывающих реакцию, увеличилась в каждой серии с 10 до 60—90%. Если затем лягушке наносили две серии раздражений подряд, причем на один и тот же участок кожи, то число реакций потирания во второй серии значительно уменьшалось. Однако такого уменьшения не отмечалось, когда раздражитель вызывал другую реакцию, даже если в выполнении обеих реакций участвуют одни и те же группы мышц, например рефлекс потирания и рефлекс сгибания задней лапы, после того как ее ущипнули. В другом случае Эйкманс [643] исследовал затухание реакции нацеливания у жабы, предъявляя ей с одной стороны приманку — искусственную муху. В естественных условиях это движение предшествует схватыванию добычи, по форме же оно почти полностью совпадает с оптомоторной реакцией жабы, помещенной в центре полосатого вращающегося цилиндра. После многократных предъявлений приманки реакция нацеливания снижается, тогда как оптомоторная реакция все еще выражена в полной мере. Опыты, показавшие, что снижение реактивности может быть специфичным в отношении определенного раздражителя или определенной сенсорной модальности, также свидетельствуют о незначительной роли мышечного утомления в этом процессе; ниже приводятся некоторые примеры (см. разд. 13.2).

В ряде случаев снижение реактивности происходит в результате адаптации сенсорных клеток. Например, периоды кормления у некоторых видов мух продолжаются до тех пор, пока не произойдет полной адаптации хеморецепторов (см. разд. 10.3). Значительно чаще, однако, сенсорная адаптация не играет существенной роли. Так, после затухания данной реакции на определенный раздражитель тот же раздражитель может вызвать другую реакцию. Если раздражать рефлексогенную зону вокруг рта голодного новорожденного ребенка, то он повернет голову в направлении источника раздражения. При многократном раздражении эта реакция исчезает и вместо нее может появиться другая (ребенок отворачивается), вызванная с того же участка кожи и, вероятно, связанная с тем же сенсорным аппаратом [1950]. В других случаях адаптация того или иного органа чувств не может играть существенной роли, поскольку снижение реактивности происходит и в том случае, когда одна и та же реакция возникает при раздражении различных сенсорных клеток. Реакция отдергивания у дождевого червя, вызываемая многократным механическим, электрическим или тепловым раздражением, постепенно снижается; снижение реактивности на раздражитель определенной модальности распространяется и на соседние сегменты, так что его нельзя приписать изменениям в сенсорном органе данного сегмента [1415] (см. также Францискет [737]). Аналогично ослабление чесательного рефлекса у собак [2201] и рефлекса потирания

у жаб [1412] распространяется на все точки в радиусе нескольких миллиметров вокруг места раздражения.

Сенсорная адаптация исключена также в опытах, где раздражитель, реакция на который полностью угасла, возбуждает ее вновь, если его предъявлять в другой ситуации. Например, Энген и Липситт [653], исследуя дыхательные реакции новорожденных детей на запах, обнаружили, что после затухания реакции на смесь запахов ее можно вновь вызвать при помощи одного из компонентов этой смеси; таким образом, ослабление первоначальной реакции нельзя приписать сенсорному утомлению (см. также [159, 160]).

О независимости снижения реакции от изменений как в сенсорных органах, так и в эффекторах, свидетельствуют также опыты с электрическим раздражением периферических нервов и центральной нервной системы. Так, при исследовании у спинальных кошек сгибательного рефлекса, вызванного кратковременным воздействием тока, Томпсон и Спенсер [2356] установили, что снижение реактивности не связано с сенсорной адаптацией или мышечным утомлением; это снижение осуществляется где-то на уровне между терминалями афферентного входа и мотонейронами, т. е. на уровне вставочных нейронов (см. также [2571, 2572]). Фон Хольст и фон Сент-Пауль [1120] проводили исследования на более высоком уровне сложности: раздражая через хронически вживленные электроды мозг ненаркотизированных цыплят, они вызывали у них разнообразные поведенческие реакции. Если цыпленку вживляли не один, а несколько электродов одновременно, то одну и ту же реакцию удавалось иногда вызвать при раздражении разных точек. Повторное раздражение в одной из точек приводило к местному снижению реактивности, тогда как раздражение через другой электрод все еще вызывало реакцию. Очевидно, снижение реактивности происходит где-то между местом раздражения и общим конечным путем.

Суммируя все сказанное, следует отметить, что, хотя снижение реактивности во многих случаях может быть связано с мышечным утомлением и сенсорной адаптацией, приведенные примеры показывают, что решающую роль играют изменения, которые происходят на пути между сенсорными нейронами и эффекторами.

13.2. СНИЖЕНИЕ РЕАКТИВНОСТИ И СПЕЦИФИЧНОСТЬ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Даже в тех случаях, когда снижение реактивности, по-видимому не связано с сенсорной адаптацией, иногда ясно, что, хотя одна и та же реакция может быть вызвана несколькими раздражителями, снижение специфично для используемого раздражителя (или модальности). Рассмотрим некоторые примеры, касающиеся разных животных от аннелид до позвоночных.

1. Ослабление реакции отдергивания у дождевого червя (см. выше) специфично для сенсорной модальности раздражителя. При

продолжительном раздражении эта специфичность постепенно уменьшается [1415] (см. также [439]).

2. У разных видов дрозофилы наблюдается реакция ориентации в направлении локального источника света и силы тяжести. Реакция на первый раздражитель затухает приблизительно после ста предъявлений, а реакция на второй не изменяется [621].

3. Ослабление реакции схватывания добычи у водяного клопа *Notonecta glauca* специфично, по крайней мере для стороны тела, с которой предъявляют раздражитель. Если предъявлять приманку 300 раз подряд с левой стороны, то относительное число вызванных реакций заметно уменьшается, однако реактивность на раздражитель, предъявляемый справа, не изменяется [2635].

4. В рефлексе сохранения равновесия у лягушки *Rana esculenta*, возникающем в ответ на наклон поверхности, на которой она сидит, участвуют глаза и орган равновесия. При длительном раздражении только через один из этих органов реактивность снижается, но реакция на раздражители другой модальности сохраняется [391].

5. Если предъявлять жабе *Bufo bufo* небольшую приманку, животное поворачивается в ее сторону. Это движение представляет собой первую стадию реакции на добычу. Если многократно предъявлять раздражитель, помещая его в одном и том же месте относительно жабы, то реакция ослабевает. Снижение реактивности специфично для признаков приманки (окраски, величины и т. д.) и той точки сетчатки, на которую попадает раздражение [643].

6. Жаба потирает любой участок кожи, к которому прикасаются пальцем. Снижение реактивности, наступающее при многократном раздражении, специфично для раздражаемого участка и до некоторой степени для частоты раздражения. Этот пример особенно интересен, поскольку имеются данные о том, что снижение реактивности на специфический раздражитель может произойти даже при отсутствии реакции на этот раздражитель. Неожиданный укол кожи щетинкой не вызывает реакции, но приводит к снижению реактивности на последующее раздражение того же участка пальцем [1412].

7. Реакцию раскрывания клюва у 5—7-дневных птенцов зяблика можно вызвать, если потрясти гнездо или же подражая крику родителей. Если один из этих раздражителей предъявлять с интервалами в две секунды, то для полного исчезновения реакции потребуется 10—13 предъявлений. Если же предъявлять попеременно то один, то другой раздражитель, то можно вызвать реакцию раскрывания клюва 40—46 раз [1949].

8. Затухание реакции «кулдыканья» у индюка специфично для вызывающего ее особого звукового раздражителя, хотя оно распространяется и на реакцию от сходных раздражителей [2120].

9. Реакцию «окрикивания» неподвижных хищников у зябликов могут вызвать многие объекты, в том числе собака, горностай, сова и т. п. Если данный объект предъявляют непрерывно, то реакция

постепенно ослабевает (рис. 106). Если раздражитель удалить, то реакция до некоторой степени восстанавливается, но если попытаться вызвать ее снова даже через 24 ч, то она все еще будет более слабой, чем при первом предъявлении. Обычно снижение реактивности выражено сильнее, если во втором случае предъявляют тот же объект, что и в первом, но определенное ослабление реакции наблюдается, даже если предъявляют различные объекты (рис. 107); чем дольше продолжается первичное предъявление раздражителя, тем больше снижается его специфичность для данной реакции.

10. Если самкам мыши 10 раз подряд предъявлять однодневного мышонка, то число самок, у которых возникают реакции вылизывания и гнездостроительное поведение, постепенно уменьшается. Если же сразу после этого предъявить десятидневного детеныша, то число самок, у которых проявляются эти реакции, увеличится. Поскольку для не имеющей соответствующего опыта самки десятидневный мышонок — более слабый раздражитель, чем однодневный, снижение реактивности по мере первых десяти предъявлений, по-видимому, специфично главным образом в отношении каких-то особенностей однодневного детеныша как раздражителя.

11. Ослабление реакции направленного поворачивания головы у ребенка специфично для раздражаемого участка. Если раздражать левый угол рта до полного исчезновения реакции, то, раздражая затем другой угол, можно вызвать новую серию реакций нормальной продолжительности. Считается, что в этом случае затухание зависит от проявления реакции (ср. с пунктом 6); во всяком случае, длительное ритмическое раздражение углов рта сонного или чем-то занятого ребенка не вызывает ослабления этой реакции, если затем предъявить этот раздражитель, когда ребенок бодрствует или ничем не занят [1950].

12. Изменение реактивности на специфический раздражитель лежит также в основе явления, известного как «спонтанное чередование». Если заходы в оба отсека Т- или Y-образного лабиринта получают одинаковое подкрепление, у крыс наблюдается тенденция заходить попеременно то в один, то в другой отсек. Это можно объяснить либо стремлением животного чередовать реакции (поворот направо, поворот налево), либо чередованием раздражителей, на которые оно реагирует. Монтгомери [1771] и Глензер [804—806] проанализировали обе возможности с помощью крестообразного лабиринта. Животное отправляли один раз из северного отсека при блокированном южном, а в следующий раз — из южного при блокированном северном. Таким образом, в месте разветвления крыса могла свернуть либо в отсек, где она была в прошлый раз, либо в противоположный или же повернуть либо в ту же сторону, что и при предыдущей попытке, либо в противоположную. У крыс наблюдалась тенденция чередовать посещаемые отсеки (см. [537]). Для объяснения этого результата Глензер предположил, что всякий раз, когда крыса воспринимает раздражитель, стремление реагировать

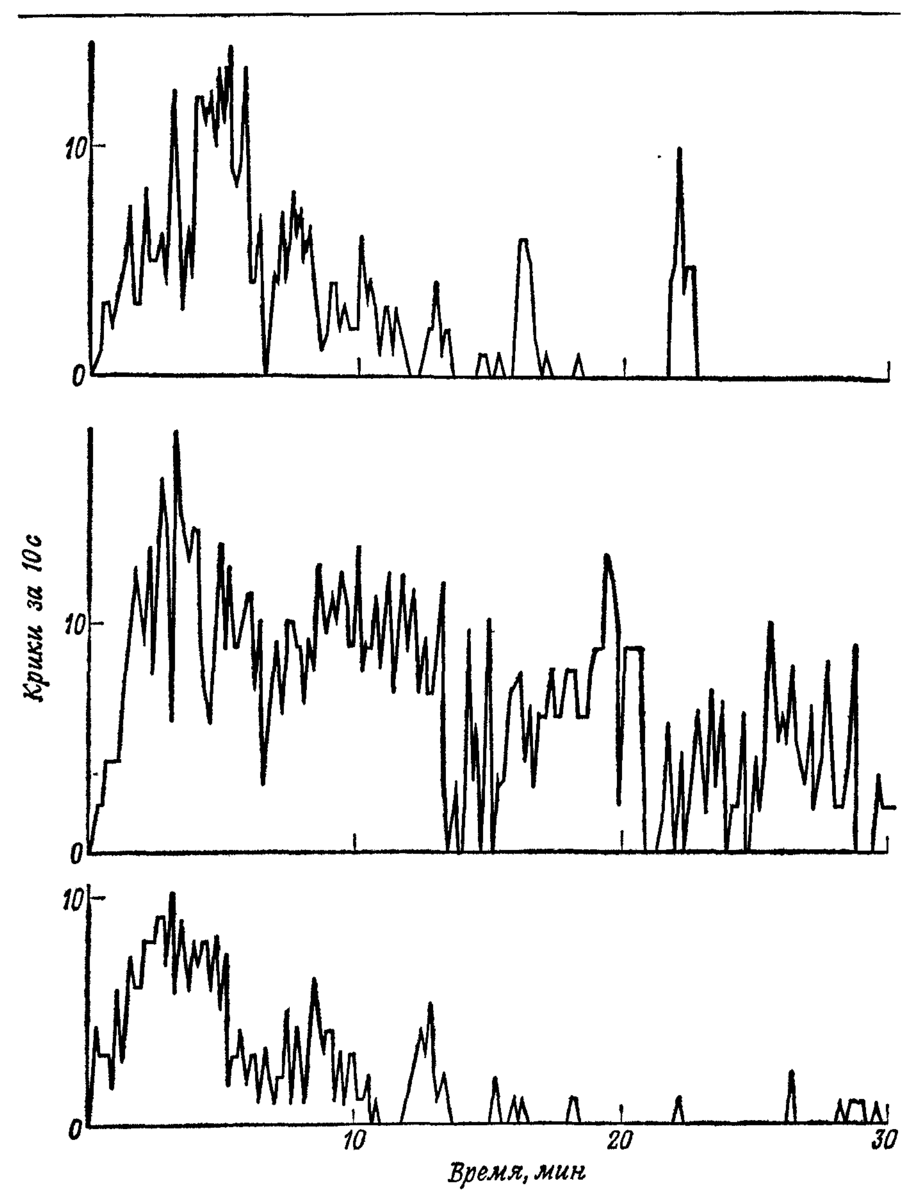


Рис. 106. Частота криков, издаваемых зябликом при окрикивании чучела совы [1043].

Приведены данные по 3 особям. По оси ординат отложено число криков за 10 с; по оси абсцисс отложено время в минутах с момента предъявления раздражителя.

на него ослабевает; когда же раздражитель отсутствует, реактивность до определенной степени восстанавливается. Различия между тенденцией чередовать раздражители и чередовать реакции, однако, не столь уж очевидны, поскольку выбираемое крысой направление в равной мере зависит как от раздражителей, воспринятых при предыдущей попытке после поворота, так и от воспринятых до поворота; кроме того, следует учитывать и проприоцептивную стимуляцию во время поворота [2486]. Чередование в какой-то степени

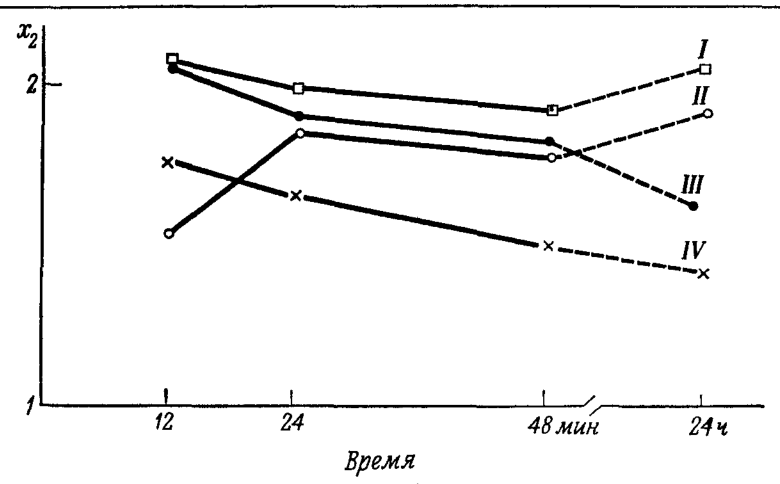


Рис. 107. Частота криков, издаваемых зябликами при виде раздражителя после того, как им предварительно (за 24 ч) предъявляли (от 12 мин до 24 ч) раздражитель, вызывавший ту же реакцию [1058].

Использовали два раздражителя — сову и собаку; порядок предъявления был следующим: *I* — собака — сова; *II* — сова — собака; *III* — сова — сова; *IV* — собака — собака. На оси ординат — сила реакции на второй раздражитель (x_2=lg числа криков, издаваемых в первые 6 мин предъявления второго раздражителя). Средняя сила реакции x_1 при первом предъявлении совы была 2,28, а при первом предъявлении собаки — 1,98. На оси абсцисс — продолжительность первоначального предъявления. Промежуток времени между первым и вторым предъявлением составлял 24 ч. Реакция при втором предъявлении была меньше, если предъявляли тот же раздражитель, что и в первый раз; при предъявлении другого раздражителя реакция, напротив, усиливалась; степень такой специфичности раздражителя возрастала по мере увеличения времени первоначального предъявления.

можно объяснить стремлением животного избегать запаха, сохранившегося в отсеке после предшествующей попытки [606]. Сазерленд [2308] показал, что в некоторых случаях чередование относится не к тем раздражителям, с которыми крыса встречается в месте разветвления лабиринта, а к тем участкам пути или раздражителям, к которым она приближается. Поскольку в каждом случае животные стремятся реагировать на более новые для себя раздражители, чередование нередко рассматривают в связи с исследовательской активностью (см. разд. 15.7).

13. Шарплесс и Джаспер [2192] использовали ЭЭГ-реакцию активации у спящей кошки для оценки снижения реактивности к звуку.

Они обнаружили, что это снижение специфично для качества, модальности и структуры раздражителя (см. также [1371]).

14. Исследуя активность отдельных нейронов в стволовых отделах мозга кролика, Хорн и Хилл [1141] обнаружили нейроны, реактивность которых при последовательном предъявлении определенных раздражителей ослабевала, хотя они продолжали реагировать на другие раздражители. Другие примеры приведены в гл. 6.

Целый ряд примеров, относящихся к проблеме снижения реактивности к определенным раздражителям, приводит, например, Шеррингтон [2201]. Так, у самых разных организмов — от дождевого червя до человека — было обнаружено снижение реактивности на данный раздражитель после многократного его предъявления. Вместе с тем известно, что сытое животное отказывается от любой пищи, а взрослый самец крысы, эйякулировавший несколько раз подряд, отказывается от всех самок (см., однако, разд. 15.2). В таких случаях снижение реактивности, по-видимому, касается реакции как таковой, а не какого-то определенного раздражителя. Снижение, специфичное для определенной реакции, отмечено и в ряде других случаев. Исследуя пищевое и брачное поведение пауков-скакунов, Дриз [611], а также Прехт и Фрейтаг [1947] обнаружили, что затухание реакции нацеливания (т. е. ориентации в направлении раздражителя) после многократного предъявления раздражителя в одном и том же месте сопровождается ослаблением реактивности к другим объектам, предъявляемым в другом месте (см. также [1378]).

Однако четкую границу между привыканием к данному раздражителю и ослаблением реакции в целом провести трудно. В некоторых приведенных выше примерах снижение реактивности постепенно распространяется и на другие близкие раздражители; очевидно, ослабление реакции в целом отличается от ее ослабления на данный раздражитель только по степени. В других случаях, когда привыкание к данному раздражителю сопровождается ослаблением реакции на другой раздражитель, можно предполагать, что у этих двух раздражителей имеется некий общий элемент. Как мы видели, у зябликов реакция «окрикивания» чучела совы затухает, если этот раздражитель присутствует постоянно (рис. 106); это затухание проявлялось в отношении других объектов, например собаки, горностая, змеи, которые вызывают такую же реакцию (рис. 107). Однако во всех этих последовательных предъявлениях имелся один общий элемент, а именно «условия опыта» [1043,1058].

13.3. СНИЖЕНИЕ РЕАКТИВНОСТИ И НЕАДЕКВАТНОСТЬ РАЗДРАЖИТЕЛЯ

Специфичность снижения реактивности в отношении данного раздражителя позволяет предположить, что оно может быть связано с некоторой неадекватностью раздражителя. По-видимому, снижение реактивности можно сравнить с угашением условного рефлекса,

которое наблюдается при повторном неподкреплении условного сигнала; в адекватных ситуациях снижения, возможно, и не происходило бы. В ряде случаев реакция затухает тем быстрее, чем слабее раздражитель. Реакция отдергивания у дождевого червя, о которой шла речь выше, быстрее затухает при слабом раздражении, а богомолы дольше продолжают бросаться на модель приманки, которая движется не плавно, а рывками; точно так же модель с крыльями и ногами вызывает более сильную реакцию, чем более грубая

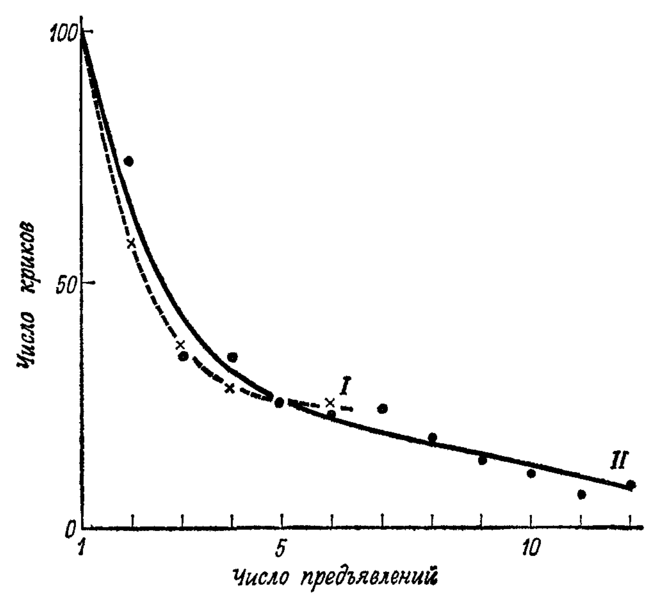


Рис. 108. Крики, издаваемые зябликами при окрикивании живого домового сыча *(II)*, предъявляемого по 20 мин в день, и чучела неясыти обыкновенной *(I)*, предъявляемого по 3 мин в день [1043].

Число криков, издаваемых каждой птицей (на оси ординат), представлено в процентах числа криков в 1-й день опыта; приведены средние данные по группе.

модель. Риллинг и др. [2013] сообщают, что богомолы переставали бросаться на приманку, находившуюся за стеклом, спустя 2—3 мин, а на живую муху реагировали в течение нескольких часов подряд. Точно так же реакция ухаживания у самца *Mormoniella vitripennis* (перепончатокрылые) затухает медленнее, если самка находится в состоянии готовности к спариванию, чем если она не реагирует на его ухаживание [151]; реакция «окрикивания» у зябликов быстрее затухает при слабом раздражении, чем при сильном. Однако, по крайней мере в последнем случае, более быстрое затухание реакции на более слабое раздражение является одним из следствий слабой выраженности вызванной реакции: у разных особей характер кри-

вых регрессии, связывающих начальную силу реакции со скоростью затухания, одинаков для обоих раздражителей [1058].

Так или иначе, ясно, что затухание реакции происходит и в случае предъявления естественного источника раздражения. Реакция «окрикивания» со временем ослабевает, если даже она была вызвана настоящей совой (рис. 108; см. также [1043]). Точно так же реакция самки мыши на ее потомство ослабевает, если ей предварительно предъявляли мышат; у девственных самок, которым предъявляли детенышей раз в день, наблюдалось более интенсивное материнское поведение, чем у половозрелых самок, постоянно находившихся со своим потомством [1862, 1863]. Другим примером может служить «спонтанное чередование» в ситуации двоичного выбора (см. выше), происходящее даже в том случае, когда подкрепляется и то, и другое решение.

Гипотезу, согласно которой снижение реактивности объясняется неадекватностью экспериментальных воздействий и не происходило бы в естественных ситуациях, нельзя проверить в отношении таких типов поведения, как пищевое и поведение при спаривании. В этих случаях естественный объект вызвал бы дальнейшие реакции (например, интромиссии), которые привели бы к изменению всей ситуации. Снижения реактивности к объектам, вызывающим реакции страха, может и не произойти, если эти объекты совершают нападение. Это, однако, нельзя считать аргументом в пользу гипотезы о недостаточной эффективности раздражения, поскольку можно возразить, что снижение все же имеет место, но маскируется повышением, вызванным (или усиленным) нападением.

Учитывая такого рода примеры, можно сказать, что по крайней мере многие случаи снижения реактивности нельзя приписать недостаточной эффективности раздражителя.

13.4. СКОРОСТЬ СНИЖЕНИЯ РЕАКТИВНОСТИ

В общем при повторном раздражении реактивность снижается тем быстрее, чем слабее раздражитель (но см. выше) и больше частота раздражений. Высказывалось также мнение, что снижение происходит быстрее, если раздражители предъявляются сериями (обзор [2356]), хотя отчасти это можно объяснить тем, что при этом возникает более слабая реакция (см. выше).

Скорость затухания различных реакций варьирует: одни реакции устойчивы, другие быстро ослабевают. Самку мыши можно заставить 148 раз подряд повернуться в ответ на высокочастотные крики детеныша [2680] (см. также [1865]), а новорожденный ребенок перестает поворачивать голову в сторону раздражителя после нескольких десятков проб [1950]. Прехт и Фрейтаг [1947] показали, что устойчивость различных реакций у пауков-скакунов при продолжительном раздражении сильно варьирует; то же самое можно сказать и о скорости восстановления этих реакций. Точно так же у кошек различные элементы поведения, связанного с выслеживанием

и умерщвлением добычи, при повторении ослабевают и восстанавливаются с разной скоростью [1517].

Скорость затухания данной реакции может зависеть от разнообразных факторов; например, фотоположительная реакция дрозофилы изменяется в зависимости от условий выращивания [621], а направленные движения головы у новорожденного ребенка меняются в зависимости от места нанесения раздражения, от позы ребенка, от того, хочет ли он спать и т. д. [1950].

Эйкманс [643], изучая ослабление ориентировочной реакции у жаб *Bufo*, показал, что можно вызвать серии таких реакций с интервалами одинаковой продолжительности (например, 5 мин). Число реакций в каждой серии постепенно убывает. Отношение числа реакций в двух последовательных сериях служит показателем скорости снижения реактивности. Значение этого показателя колеблется в результате по крайней мере двух процессов — ослабления, специфичного для данного таксиса, и восстановления реактивности. На эти процессы можно воздействовать различными способами: на первый — путем экстирпации некоторых отделов мозга, на второй — путем изменения продолжительности пауз [670, 672].

Лат и Голлова́-Хе́мон [1469] исследовали индивидуальные различия в снижении «уровня неспецифической возбудимости» (см. разд. 9.3), помещая для этого крыс в незнакомую обстановку каждый час на 10 мин. У некоторых животных наблюдался высокий исходный уровень, который медленно понижался; у большинства же отмечался средний исходный уровень и более быстрое ослабление реакции на новую обстановку. Авторы подчеркнули, что ослабление происходит не монотонно, а сопровождается значительными колебаниями, амплитуда которых является индивидуальной характеристикой животного. Такие колебания, вероятно, характерны для большинства случаев снижения реактивности (см., например, рис. 106), однако этими сведениями часто пренебрегают или же они сглаживаются при усреднении данных по группе.

13.5. ВОССТАНОВЛЕНИЕ; ПРИРОДА И МНОГООБРАЗИЕ ПРОЦЕССОВ ЗАТУХАНИЯ

Нередко после того, как произошло затухание данной реакции, ее можно вызвать вновь, предъявляя соответствующий раздражитель в присутствии какого-либо другого, прежде индифферентного раздражителя. Это явление принято называть «растормаживанием привыкания»; его нередко используют в качестве доказательства того, что ослабление реакции вызывается каким-то процессом торможения, которое снимается новым раздражителем. По крайней мере в некоторых случаях это явление следовало бы скорее рассматривать как результат «сенсибилизации реакции», преодолевающей процесс, лежащий в основе затухания [2192, 2356]. Например, Спенсер и др. [2256] обнаружили, что у спинальных кошек затухание сгибательного

рефлекса обусловлено изменением синаптической проводимости в межнейронных путях, а не активности тормозных нейронов (см. также [366, 367, 1406]).

Однако даже при отсутствии дополнительного раздражителя реактивность обычно через некоторое время восстанавливается. Иногда происходит полное и быстрое восстановление. У богомолов, которые перестали бросаться на приманку, эта реакция в основном восстанавливается за 5 мин, а полностью — через полчаса [2013]. Когда у спинальных кошек короткой серией электрических раздражений вызывают полисинаптический сгибательный рефлекс, затухание происходит приблизительно за 10, а восстановление — за 26 мин [2356]. При подробном изучении брачного поведения у *Mormoniella vitripennis* Баррас [151] обнаружил, что даже у самца, ухаживавшего за 20 самками подряд, уже через час наблюдалось значительное, а через сутки — полное восстановление реактивности. У жабы реакция нацеливания на добычу после затухания восстанавливается спустя 8 ч на 50%, а через день — полностью [643]. Оптомоторная реакция черепахи *Pseudemys scripta* восстанавливается спустя 24 ч после затухания [962]. Аналогично реакция отдергивания у дождевого червя после умеренного раздражения полностью восстанавливается через 24 ч, а после сильного раздражения восстановление идет медленно, достигая через 10 дней только 20% исходного уровня [1415].

Однако в других случаях для полного восстановления требуется гораздо больше времени, а иногда оно вообще не наступает: обычно сначала восстановление идет очень быстро, но затем замедляется или прекращается. Приведем несколько примеров: у гладыша (*Notonecta)* восстановление реакции схватывания добычи после продолжительного раздражения первые несколько минут идет довольно быстро, но затем замедляется и не завершается даже через 24 ч [2635]. Реакция избавления у кольчеца *Branchioma* через 24 ч восстанавливается только на 80% [1404]. Дриз [611], а также Прехт и Фрейтаг [1947] обнаружили, что некоторые реакции во время ухаживания и охоты у пауков-скакунов быстро восстанавливаются в первые несколько часов после затухания, но затем процесс замедляется. Исключением служит брачный танец, восстановление которого во времени идет практически линейно. Реакция потирания у жабы через 60 мин восстанавливается до 56% исходного уровня, но дальнейшее восстановление идет медленно [1412]. Для полного восстановления реакции на многократное затемнение у гуппи, *Lebistes reticulatus*, требуется около 48 ч [2085]. Тревожный сигнал «чинк», издаваемый зябликом при «окрикивании» чучела совы, исчезает почти полностью после непрерывного предъявления чучела в течение 30 мин. Если после этого чучело удалить, то спустя 30 мин реакция восстанавливается на 55%, а в дальнейшем практически не изменяется [1043]. У сиамской бойцовой рыбки *Betta splendens* наблюдается демонстрационное поведение перед собственным отра-

жением в зеркале. Если зеркало оставить в аквариуме на несколько дней, то реакция, оцениваемая по частоте «вызовов», ослабевает. Было изучено восстановление этой реакции после предъявления зеркала в течение 10 дней. Восстановление в период от 15 мин до 24 ч не было статистически достоверным; лишь в период между вторым и четвертым днем оно стало достоверным ([444]; см. также [96]). При наличии подобной фазы медленного восстановления или устойчивого затухания воздействие серий последовательных предъявлений, возможно, является кумулятивным; так, например, когда зяблику ежедневно предъявляли сову, его реактивность прогрессивно снижалась (рис. 108).

Существование периода быстрого восстановления, после которого восстановление либо замедляется, либо совершенно прекращается, позволяет предположить, что в первоначальном ослаблении реактивности участвуют по меньшей мере два процесса. Это напоминает угашение условного рефлекса, где ослабление реакции нередко приписывают двум факторам — временному и постоянному (см., например, [1185]). Однако даже такое объяснение чересчур упрощенно, поскольку периоды восстановления после затухания одной и той же реакции могут колебаться от нескольких секунд до нескольких лет. Так, реакции «окрикивания» зябликами чучела совы можно разбить на три группы в зависимости от того, сохраняется ли эффект затухания несколько секунд (см. разд. 13.6), минут или практически бесконечно (см. выше). Начиная с этого момента различия между «мотивационными» изменениями и «обучением» становятся весьма расплывчатыми, поскольку временные изменения обычно относят к мотивационным, а устойчивые подходят под все определения обучения. Термином «привыкание» (habituation) Торп [2375] обозначает относительно устойчивое снижение реактивности (см. разд. 24.2), но не все психологи согласны с таким использованием этого термина.

Снижение реактивности может быть обусловлено не одним, а несколькими процессами; об этом свидетельствует тот факт, что различные элементы реакции могут ослабевать и восстанавливаться с разной скоростью. Бартошук [159, 160], исследовавший ускорение сердечного ритма у новорожденных детей под действием звука, подавал звуковой раздражитель сериями по 40 предъявлений в каждой с 60-секундными интервалами между предъявлениями. Частота сердечных сокращений перед 2-м предъявлением была выше, чем перед 1-м; следовательно, эффект 1-го предъявления сохранялся не менее 60 с. Однако к концу серии частота сердечного ритма вернулась к исходному уровню, хотя предъявление раздражителя все еще вызывало немедленную реакцию. Таким образом, тонический рефлекс угасал быстрее, чем фазический (ср. [2192]). Реакции, протекающие в другом масштабе времени — «всплеск хвоста» у серебряного карася [2028] или реакция бегства у утят [1697],— ослабевают довольно быстро, но ориентировочная реакция в направлении

раздражителя в обоих случаях очень устойчива (см. также [666, 1805, 2085]).

Об участии в снижении реактивности нескольких процессов свидетельствуют и физиологические данные. Ослабление реакции уклонения у таракана, вызванной обдуванием анальных церк, в основном обусловлено лабильностью синапса гигантского аксона с мотонейроном, но некоторое медленное ослабление происходит также в рецепторных клетках [2032]. Реакция отдергивания у дождевого червя также свидетельствует о двойственной природе снижения реактивности. Эта реакция, вызванная механическим раздражением одного конца тела, которое передается через гигантский аксон в брюшную нервную цепочку, при повторных раздражениях ослабевает. Регистрируя электрические потенциалы в различных точках между сенсорными органами и эффекторами, Робертс [2018] обнаружил нарушение проведения между гигантскими аксонами и сенсорными нейронами, а также между гигантскими аксонами и мотонейронами. При многократном раздражении не наблюдалось быстрого утомления ни в мышцах, ни в нервно-мышечном синапсе, ни в синапсах мотонейронных трактов. Сходные результаты были получены ранее Хорриджем [1145] на полихетах *Nereis*. Если ослабление даже таких простейших реакций происходит в результате изменений по крайней мере в двух местах, то насколько же сложными должны быть изменения, лежащие в основе снижения реактивности у позвоночных? Можно ожидать, что в экспериментах с электрическим раздражением мозга млекопитающих выявятся процессы затухания, протекающие с различной скоростью. В общем реакции, вызванные раздражением двигательной коры, затухают через несколько секунд, тогда как при многократном раздражении моторных путей реакция сохраняется в течение часа. В некоторых же отделах гипоталамуса не наблюдается никаких признаков утомления даже после непрерывного раздражения в течение 72 ч [527].

Таким образом, приведенные в этом разделе данные ясно показывают, что в основе простого на первый взгляд затухания поведенческих реакций могут лежать разнообразные процессы.

13.6. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПРОЦЕССОВ УСИЛЕНИЯ И ОСЛАБЛЕНИЯ ПРИ ПОВТОРНЫХ РАЗДРАЖЕНИЯХ

Проблема еще больше осложняется тем, что при повторных раздражениях каждая реакция может вызвать не только ослабление, но и облегчение последующих реакций или одновременно и то и другое. Например, реакция быстрого отдергивания у дождевого червя при повторных раздражениях сначала несколько усиливается, а затем слабеет. Эффект облегчения продолжается несколько секунд и развивается в месте контакта гигантского аксона с двигательным волокном [2019]. Рефлекс потирания у лягушки можно вызвать с весьма обширной рефлексогенной зоны. Если раздражать щетинкой кожу

в этой зоне по 100 раз в день в течение 12 дней подряд, то число вызванных реакций постепенно возрастет. Снижение реактивности наступает только при многократном раздражении одной и той же точки (рис. 109; [739, 1339]). Точно так же, если многократно вызывать у лягушки рефлекс кваканья, надавливая пальцем на спинку, то он начинает возникать спонтанно. Кроме того, раздражая кожу щетинкой, можно вызвать вместо обычного рефлекса потирания рефлекс кваканья ([739]; см. также [1412]). Что касается направленного

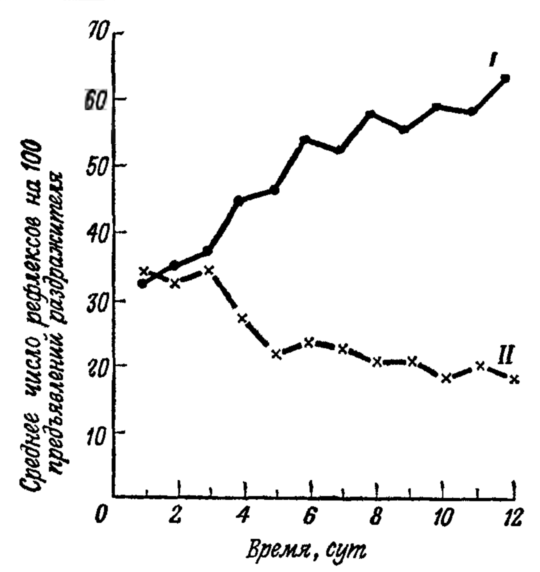


Рис. 109. Реакция потирания у лягушек [1339]:

На оси ординат — число потираний в среднем на 100 предъявлений раздражителя В группе, в которой отмечалось усиление рефлекса (*I*), раздражения наносились просто в пределах рефлексогенной зоны на середине спины. В группе, в которой отмечалось привыкание (*II*), раздражение наносилось в той же зоне, но в строго определенной точке

поворота головы у новорожденного ребенка, интенсивная реакция возникает тем быстрее, чем выше частота раздражения; раздражения, нанесенные ранее, повышают чувствительность к последующим раздражениям [1949]. Анализируя последовательность реакций при поведении ухаживания у некоторых видов рыб семейства харациновых, Нельсон [1844] обнаружил, что сами эти реакции могут оказывать облегчающее воздействие на ухаживание самца. После затухания у самки мыши материнского поведения в результате многократного предъявления однодневных мышат она реагирует на десятидневного детеныша более энергично, чем самки, не имеющие такого опыта ([1864]; см. также разд. 13.2).

Положительный или возбуждающий эффект, который сопровождает реакцию, может нарастать и после прекращения самой реакции.

У самцов крыс эйякуляция наступает только после целого ряда интромиссий. Если искусственно увеличить интервалы между ними, то число интромиссий, необходимых для наступления эйякуляции, уменьшается. Эффект каждой интромиссии, по-видимому, достигает максимума через 30 с, а поскольку обычно интромиссии следуют одна за другой с меньшими интервалами, то каждая из них в нормальных условиях максимума никогда не достигает (см. разд. 15.2).

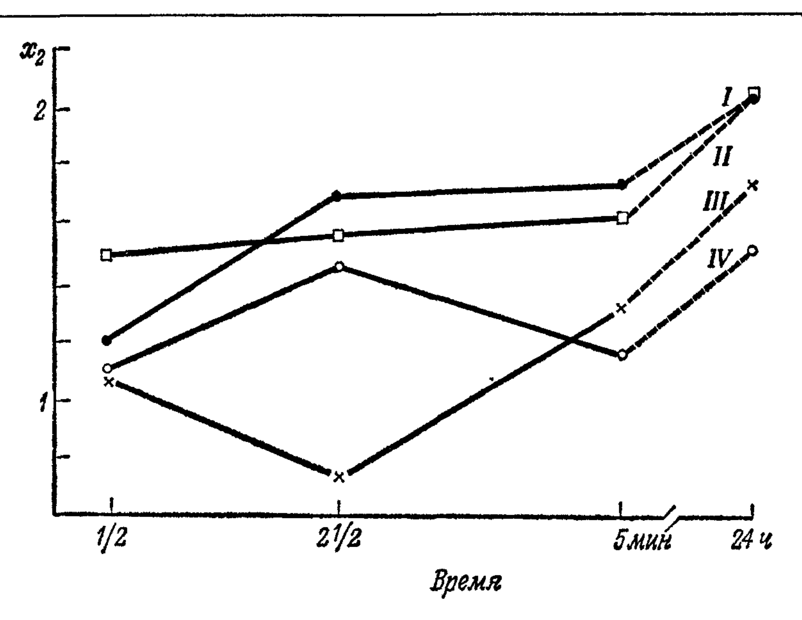


Рис. 110. Влияние предварительного 12-минутного предъявления раздражителя на частоту криков, издаваемых зябликом при последующем окрикивании хищника [1058].

Условия те же, что и в опыте, описанном на рис 107, но по оси абсцисс откладывается интервал между предъявлениями *I* — собака — сова, *II* — сова — сова, *III*— собака —собака; *IV* — сова — собака

Так же как и процессы, ведущие к снижению реактивности, различные процессы усиления, сопровождающие определенную реакцию, могут иметь периоды ослабления продолжительностью несколько секунд и более. В качестве примера сошлемся снова на реакцию «окрикивания» у зябликов. В одном из опытов использовали два раздражителя — чучело совы и игрушечную собачку, причем сова вызывала более сильную реакцию. В каждом опыте предъявляли по два раздражителя во всех четырех возможных сочетаниях (рис. 106, 107 и 110).

Влияние первого предъявления на реактивность ко второму рассматривалось по отдельности для кратковременных (от 30 с до 5 мин)

и длительных (24 ч) интервалов между предъявлениями. Хотя число криков при втором предъявлении обычно было меньше, чем при первом, имеются данные, что процессы ослабления маскируют менее выраженные, но все же достаточно действенные процессы усиления. При рассмотрении влияния длительных интервалов (24 ч между последовательными предъявлениями) получены данные трех типов.

1. Хотя число криков, издаваемых при втором предъявлении, уменьшилось, уменьшился и латентный период первого крика.

2. Почти при всех сочетаниях раздражителей чем более длительным было первое предъявление, тем слабее была реакция на второе. Однако при сочетании «сова — собака» наблюдалось обратное. Очевидно, что в этом случае эффект усиления, вызванный более сильным раздражителем, возрастал при увеличении продолжительности этого предъявления быстрее, чем противодействующий процесс ослабления (рис. 107).

3. В другом опыте предъявлялись одновременно две совы. Эти два чучела выглядели одинаково, но у одного были глаза, а у другого — нет; оказалось, что чучело с глазами вызывало более сильную реакцию. Когда эту более эффективную модель предъявляли первой, реакция зябликов на чучело без глаз, предъявленное через 24 ч, была сильнее, чем у птиц, ранее не участвовавших в опыте.

В опытах с кратковременными интервалами (от 30 с до 5 мин) между предъявлениями получены следующие доказательства усиления реакции.

1. При каждом предъявлении объекта интенсивность издаваемых криков постепенно возрастала, достигая пика только спустя 2—3 мин (рис. 106).

2. Сила реакции при втором предъявлении не всегда возрастала монотонно с увеличением продолжительности интервала между предъявлениями; обычно отмечались заметные и значимые отклонения (рис. 110). Это явление можно приписать взаимодействию процессов усиления и ослабления, протекающих с различной скоростью.

3. Поскольку при каждом предъявлении сила реакции сначала возрастала, можно предположить, что процесс усиления развивается быстрее, чем процесс ослабления. Поэтому любое усиление легче обнаружить при кратковременном первом предъявлении, когда последствия процессов ослабления еще минимальны. Если первое предъявление продолжается только 2 мин, а интервал между предъявлениями меняется от 3 с до 24 ч, реакция в первую минуту второго предъявления обычно сильнее при интервалах от 2,5 до 5 мин, чем при более коротких или более длинных интервалах. Это опять-таки подтверждает предположение о взаимодействии между процессами усиления и ослабления. Возможно, что в случае очень коротких интервалов первый процесс, обычно замаскированный вторым, проявляется между 2,5 и 5 мин, когда эффект ослабления перестает действовать, а затем исчезает в свою очередь [1043, 1058].

Таким образом, для реакции окрикивания имеются веские доказательства существования процессов усиления, как относительно устойчивых, так и затухающих через несколько минут. Однако это еще не все. Крики слагаются во фразы, состоящие из 1—6 элементов каждая; интервалы между фразами значительно длиннее, чем паузы между отдельными их элементами. Таким образом, за каждым криком, по-видимому, сразу же следует другой крик, тогда как за короткой серией криков, вероятно, следует пауза. Это указывает на то, что каждый крик, возможно, связан с очень кратковременными процессами ослабления и усиления; развитие и исчезновение этих процессов происходят с различной, по измеряемой в обоих случаях секундами скоростью.

Аналогичным примером, связанным с очень кратковременными процессами усиления и ослабления, служит пение зяблика. У каждого самца имеется собственный репертуар, и во время очередного цикла пения исполняется сначала одна, а затем другая последовательность песен. Интервалы между отдельными песнями в данной серии обычно короче, чем между двумя целыми сериями. Поскольку паузы между песнями очень редко бывают короче 3 с, возникает впечатление, что каждая песня создает тормозное влияние, которое со временем исчезает. Это торможение представляет собой следствие исполнения песни, о чем свидетельствует сокращение пауз в том случае, если песня случайно окажется недопетой. Если бы тормозное влияние зависело от типа только что пропетой песни, то разные песни чередовались бы значительно чаще, чем при случайном распределении; на самом же деле отмечается обратное. Таким образом, наблюдается тенденция к повторению только что пропетой песни, а не к переключению на другую; это явление расценивается как облегчение реакции. Следовательно, для того чтобы объяснить структуру песни зяблика, приходится допустить, что пропетая часть песни оказывает облегчающее и тормозное влияние на последующее пение ([1052]; см. также [1231]). У домашних индюков, лишенных слуха, распределение по частоте интервалов между «кулдыканьями» изменяется; это указывает на роль слуховой обратной связи в обеспечении тормозного эффекта ([2123]; см. также [1386]).

Одновременное протекание процессов усиления и ослабления *не обязательно* свидетельствует о большой сложности лежащих в их основе механизмов. Посттетаническая потенциация и низкочастотная депрессия могут происходить и в переднем корешке при моносинаптической реакции у спинального животного; какой именно из этих процессов происходит, зависит от частоты раздражения [2355].

Хьюз и Таук (личное сообщение), работая с морским зайцем *(Aplysia)*, раздражали правый гигантский нейрон, аксон которого образует прямой синаптический контакт с левым гигантским нейроном, и регистрировали активность последнего. Регистрация выявила двухфазный синаптический потенциал с начальной фазой деполяризации и длительной фазой гиперполяризации. При повтор-

ном раздражении постсинаптические потенциалы суммировались, вызывая гиперполяризацию при низкой частоте раздражения и деполяризацию при высокой частоте. Таким образом, в одном и том же синапсе в зависимости от частоты раздражения развивались то признаки торможения, то признаки возбуждения. Другим примером может служить работа Хорна и Рауэлла [1144], где было показано, что реакция отдельных нейронов в тритоцеребруме саранчи ослабевает при повторном раздражении, вызванном перемещением зрительного раздражителя, но в этих же нейронах наблюдалось и усиление, выражавшееся в преобладании реакций на направление движения первого из группы раздражителей.

Приведенные исследования говорят не только о том, что выполнение реакции любого типа может сопровождаться усилением или облегчением, протекающими с разной скоростью, но и о том, что наблюдаемое поведение зависит от сложного взаимодействия различных процессов усиления и ослабления. В качестве другого примера можно привести реакцию «окрикивания» у черного дрозда *(Turdus merula)*, в которой различимы позывы двух типов: один издается во время бегства, а другой — при сильном стремлении к полету. При детальном анализе распределения этих криков во времени Эндрю [51] обнаружил, что необходимо постулировать по крайней мере две переменные. Одна из них — «потенциал действия», который возрастает вместе со стремлением к полету, уменьшается в результате криков, но быстро восстанавливается; от ее уровня зависит, какой из двух позывов издает птица. Вторая — «общий порог» — возрастает, когда птица кричит, и, таким образом, прогрессивно повышается в течение одного цикла «окрикивания»; в промежутках между последовательными циклами «общий порог» снижается. Исходя из этих предпосылок, Эндрю разработал детальную модель и показал, что ряд следующих из нее выводов подтверждается экспериментально.

Иные аспекты сложности этих процессов были выявлены при исследовании сосательного рефлекса у новорожденного ребенка; при этом обнаружилось сложное взаимодействие влияний предшествующих сильных и слабых раздражителей [1533]. Использовали два вида раздражителей: трубочки диаметром 0,6 см и со́ски, которые надевают на бутылочки. Опыт состоял из 50 последовательных предъявлений раздражителя продолжительностью по 10 с каждое с интервалами в 30 с. В первой группе детям на протяжении всего опыта давали сосать только трубки, а во второй — только соски; оказалось, что соска вызывала вдвое больше реакций, чем трубка. В третьей группе детям предъявляли 5 раз один раздражитель, затем 5 раз другой, затем снова первый и т. д. В то время как в двух первых группах не наблюдалось никаких стойких изменений реакции по мере последовательных предъявлений, в третьей группе к концу серии дети сильнее реагировали на соску, чем на трубку, но эти различия не были достоверными (рис. 111). Кроме того, у детей третьей группы

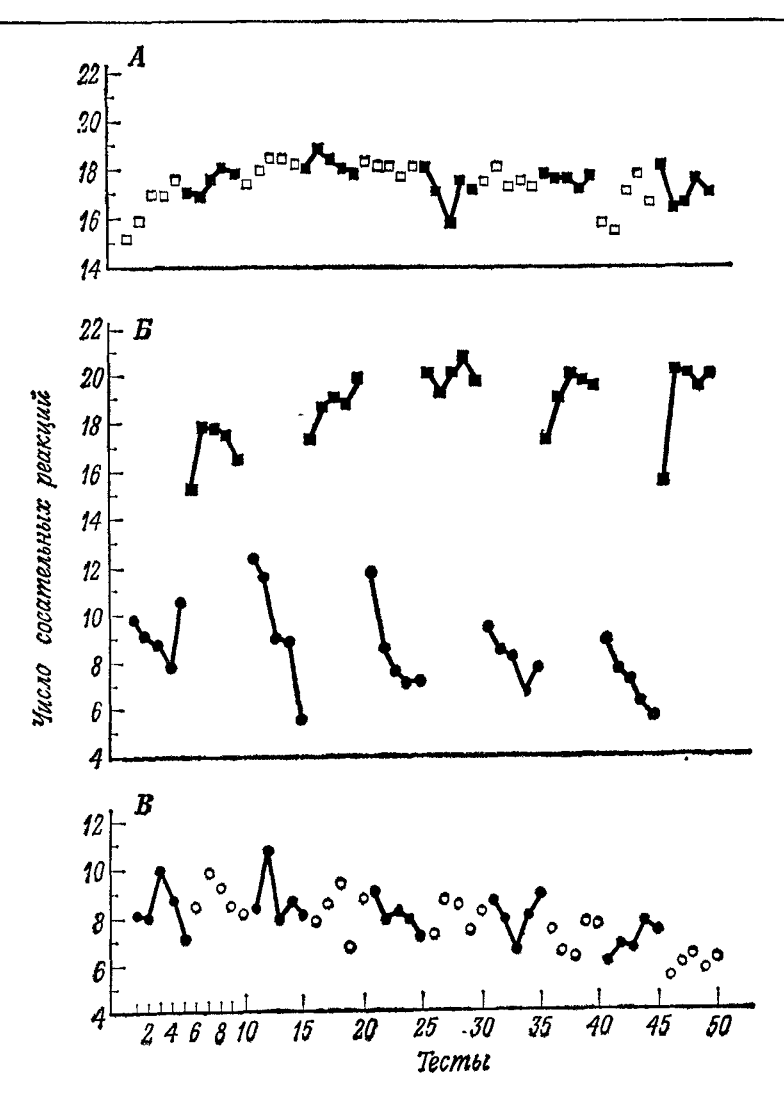


Рис. 111. Число сосательных реакций у новорожденного ребенка в сериях опытов с соской, надетой на бутылочку *(А)*, с трубкой *(В)* и при чередовании через каждые пять проб соски и трубки *(Б)* [1533].

Каждые пять проб обозначены разными символами независимо от того, менялся раздражитель или нет.

в пределах каждых пяти предъявлений соски интенсивность первых реакций была слабой, а затем возрастала, тогда как с трубкой, наоборот, реакция сначала была сильной, а затем снижалась. Такой результат нельзя считать просто следствием продолжения действия предшествующего раздражения, поскольку в третьей группе интенсивность реакций на соску в конце каждой серии была выше, чем в первой группе, где предъявляли все время только соску; кроме того, в той же третьей группе реакция на трубку в конце каждой серии была слабее, чем во второй группе, где все время предъявляли только трубку. По-видимому, в этом случае наблюдается определенный эффект контраста.

13.7. СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПРОЦЕССОВ УСИЛЕНИЯ В ОТНОШЕНИИ ДАННОГО РАЗДРАЖИТЕЛЯ

Большинство процессов ослабления реакции, по-видимому, специфично в отношении определенного раздражителя, вызывающего данную реакцию; между тем данных, которые указывали бы на существование подобной специфичности для процессов усиления, известно немного. Как отмечалось выше, число реакций потирания у спинальной лягушки, вызываемых при ежедневном раздражении кожи щетинкой, увеличивается с каждым последующим днем. Реакцию можно вызвать с разных участков спины, но многократное раздражение в одной точке не вызывает повышения реактивности других участков кожи [739]. Следовательно, в этом случае можно говорить об известной специфичности относительно места раздражения.

Однако в других исследованиях получены противоположные результаты: предъявление животному раздражителя, вызывающего реакцию страха, часто приводит к повышению реактивности на самые различные раздражители, вызывающие сходные типы поведения («псевдоусловные рефлексы» [1038]). Поскольку в этом случае рассматриваемое поведение включает избегание, реакцию страха или реакцию вздрагивания, возможно, что это связано с изменением характера активности в вегетативной системе.

Другим примером, когда усиление, по-видимому, не зависит от каких-либо признаков, общих для раздражителя в первом тесте и во втором тесте, служит материнское поведение мышей. Число взрослых самок, проявляющих те или иные материнские реакции, гораздо больше при предъявлении им живого однодневного мышонка, чем утопленного; установлено, что это вызвано ультразвуковыми криками, которые издают живые мышата [1863—1865]. Однако после предъявления самкам живых детенышей реактивность к мертвым мышатам повышается, если даже со времени предъявления живых мышат прошло несколько дней. Более того, этот эффект наблюдается и в том случае, если взрослая самка не вступала в тактильный контакт с живыми детенышами.

Опыты, в которых девственным самкам предъявляли живых мышат, заключенных в жестянку с небольшими отверстиями, так что самки получали только обонятельные и слуховые раздражения, показали, что эти раздражения усиливают последующую реакцию самок на мертвых детенышей; поскольку обонятельные раздражители от живых и утопленных мышат, возможно, одинаковы, главную роль в этом играют, вероятно, слуховые раздражители. Таким образом, лишь немногие характеристики раздражителей могли бы быть общими в обеих ситуациях.

Нейрофизиологические исследования также свидетельствуют о том, что эффекты усиления не обязательно должны быть специфичными для определенных раздражителей. Как мы видели, если раздражение ствола мозга цыпленка через два электрода, локализованных в разных точках, вызывает одинаковые реакции, то снижение реактивности в результате раздражения через один из этих электродов специфично для места раздражения. Реакцию, однако, можно вызвать, прикладывая одновременно в обеих точках электрическое раздражение, которое, если бы подавать его только через один электрод, было бы подпороговым. Суммация, очевидно, происходит там, где встречаются импульсы, идущие от обеих точек, или далее [1120].

Следует подчеркнуть, что те немногие случаи, которые указывают на специфичность усиления в отношении раздражителя, весьма разнородны и, несомненно, связаны с совершенно различными механизмами. Поэтому любое обобщение было бы преждевременным.

13.8. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ РЕАКЦИЙ

Выполнение одной реакции может облегчить или затруднить вызывание другой. С одной стороны, затухание какой-то определенной реакции может сопровождаться затуханием других. У пауков-скакунов ослабление «прыжка» сопровождается также понижением готовности животного к реакции «приближения», и наоборот [1947]. Готовность к нападению у *Pelmatochromis subocellatus* (рыба из семейства цихлидовых) снижается в результате укусов, связанных либо с нападением, либо с рытьем грунта [981]. С другой стороны, затухание одной реакции может быть связано с возрастанием вероятности появления другой и даже с возникновением новой реакции на тот же самый раздражитель. Целый ряд таких примеров приводит Прехтль [1950]. Если после ослабления реакции поворота головы в сторону раздражителя у новорожденного ребенка продолжать раздражение, он может начать отворачиваться. Когда у птенцов зяблика реакция раскрывания клюва в ответ на потряхивание гнезда затухает, они могут начать затаиваться. Это явление Прехтль назвал «центральной перестройкой». Иногда наблюдается и ослабление, и усиление реакции. Исследуя поведение тли, Кеннеди и Бут [1331] показали, что полет может как усиливать, так и ослаблять реакцию приземления; какой именно эффект преобладает, зависит

от ряда факторов, в том числе от продолжительности полета и раздражителей, вызывающих приземление (см. разд. 25.4).

В ряде случаев получены данные, позволяющие отнести ослабление реакции за счет постепенно возрастающей вероятности того, что она будет прервана другими типами поведения. Так, постепенное ослабление питьевой реакции у крыс после лишения воды сопровождается увеличением частоты и продолжительности пауз во время питья, в течение которых крыса занята другой активностью [2281]. Уэйлен [2562] наблюдал аналогичное явление в брачном поведении кошек (см. также [1196] и гл. 17).

13.9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы рассмотрели изменения реактивности к раздражителям применительно к разнообразным реакциям у животных, стоящих на различных ступенях филогенетической лестницы. Поэтому при формулировке обобщений необходимо учитывать разнообразие данных. Очевидно, однако, что в каждом отдельном случае не следует с самого начала исходить из предположения, что в основе изменений реактивности лежит какой-то один процесс; скорее следует ожидать, что они обусловлены процессами с различными характеристиками, которые развиваются в различных узлах соответствующих нейронных механизмов. Кроме того, если отсутствуют данные о противном, можно допустить, что предъявление раздражителя сопровождается процессами (с различными временными параметрами), ведущими к повышению последующей реактивности, и процессами, ведущими к ее снижению. Сама реакция (или отсутствие ее), которую мы наблюдаем впоследствии, является результатом этих изменяющихся процессов. К аналогичным выводам пришел Эммонс [29], исследуя, как люди выполняют задачи, требующие точных двигательных навыков; однако в случае более сложных задач повторное их выполнение отражается на интеграции отдельных реакций, а также (или в той же степени) и на возникновении самой реакции [158].

Для более глубокого понимания этих процессов нужны методы, дающие возможность изучать их по отдельности и оценить их характеристики. Рассмотренные здесь работы позволяют предположить, что следовало бы разбить эти процессы на группы в зависимости от их продолжительности, от степени их специфичности в отношении определенных раздражителей, от того, вызывают ли они усиление или ослабление реакции, а также от того, зависят ли они от фактического осуществления реакции. Однако в случае сложных реакций такая классификация окажется весьма приблизительной и может служить лишь первым шагом анализа. Для дальнейшего развития исследований в этом направлении необходима стандартизация как способов предъявления раздражителей, так и методов оценки снижения реактивности. Выполнение этих условий откроет

важную и многообещающую область исследований, ибо разрыв между поведенческими и нейрофизиологическими явлениями отнюдь нельзя считать непреодолимым [1143].

13.10. ВЫВОДЫ

1. Реакция на раздражитель сопровождается изменениями реактивности при повторном его предъявлении. В ряде случаев это явление нельзя объяснить изменениями в сенсорных органах или эффекторах.

2. Снижение реактивности, возникающее после развития реакции, специфично для вызвавшего ее раздражителя.

3. Снижение реактивности нельзя приписать исключительно неадекватности раздражения.

4. Скорость снижения реактивности сильно варьирует для различных реакций.

5. Скорость восстановления также варьирует; часто за периодом быстрого восстановления следует период медленного восстановления или же дальнейшего восстановления не происходит. Это позволяет предположить, что в таких случаях речь идет не об одном, а о нескольких процессах затухания. Об этом свидетельствуют и физиологические данные.

6. Процессы ослабления могут сопровождаться процессами усиления и взаимодействовать с ними.

7. Процессы усиления часто не обладают специфичностью в отношении раздражителя, вызвавшего реакцию.

8. Затухание одних реакций может сопровождаться либо усилением, либо ослаблением других.

ГЛАВА 14

СПОНТАННОСТЬ И РИТМИЧНОСТЬ

В предыдущей главе было показано, что последовательное или непрерывное предъявление раздражителя может вызвать снижение реактивности. Однако через некоторое время угасшие было реакции «спонтанно» восстанавливаются. В связи с этим возникает более общий вопрос: до какой степени изменения поведения могут быть спонтанными?

Здесь возможны семантические осложнения. В настоящем контексте термин «спонтанный» употребляется по отношению к тем изменениям на выходе системы, для которых не известно соответствующих изменений на входе. Поэтому во всех случаях, когда речь идет о спонтанной активности, необходимо предварительно оговорить, о какой системе идет речь. Поведение животного в целом можно называть спонтанным, хотя изменения активности центральной нервной системы, регулирующие это поведение, зависят от происходящих в организме изменений. Аналогичным образом активность нервной системы в целом может быть спонтанной, тогда как активность ее частей таковой не является, а спонтанный разряд нейрона зависит от протекающей в нем сложной цепи событий. Несомненно, что в каждом случае спонтанность системы зависит от ряда внешних относительно рассматриваемой системы условий, которые должны оставаться в определенных границах.

Поскольку спонтанность определяется как отсутствие корреляции между входом и выходом, спонтанная активность отличается от активности, вызванной внешними воздействиями, только по степени. Характер активности практически определяется продолжительностью и изменчивостью последовательности протекающих в системе событий, которые предшествуют данной активности и не зависят от факторов, внешних относительно системы. Если цепь этих событий достаточно длинна, активность представляется спонтанной.

Следовательно, применительно к поведению спонтанными принято называть такие изменения, которые весьма слабо связаны с изменениями экстероцептивного раздражения; это явление распространено по всему животному миру — от простейших [1270] и морских анемонов [174] до млекопитающих. Как уже отмечалось, по мере усиления мотивационных факторов данная реакция может вызываться все более слабым внешним раздражением (гл. 11); в предельном случае раздражения вообще не требуется, и реакция возникает спонтанно. Лоренц [1562] описал целый ряд таких случаев,

назвав их «активностью вхолостую». Например, сытый скворец, который в течение некоторого времени был лишен возможности ловить мух, вдруг начинал проделывать всю последовательность движений, направленных на поиск, схватывание и умерщвление мухи, хотя наблюдатель никакой мухи не видел. Другой пример: канарейка, лишенная материала для строительства гнезда, начинает вплетать несуществующие травинки в несуществующее гнездо [1051]. В подобных случаях наблюдателю бросается в глаза выполнение стереотипных действий, не соответствующих рассматриваемой ситуации; аналогичные изменения поискового поведения (например, когда скворец следит за мухой) более обычны и могут остаться незамеченными.

Об отсутствии четкой границы между спонтанной и вызванной активностью свидетельствуют также исследования Францискета [739], проведенные на децеребрированных и интактных лягушках. Обычно рефлекторное кваканье у лягушек можно вызвать, резко надавив ей на спинку, например пальцем. В опытах Францискета раздражение наносилось с 5-секундными интервалами по 500 раз в день на протяжении трех недель. После такой процедуры у лягушек примерно дважды в день наблюдалось спонтанное кваканье, хотя в течение нескольких недель, предшествовавших тренировке, оно не отмечалось ни разу. Таким образом, в результате частого раздражения рефлекторная реакция превратилась в спонтанную. Приведем еще один пример: фон Хольст и фон Сент-Пауль [1120] вызывали у кур реакцию «квохтанья», раздражая мозг электрическим током. Если раздражения следовали друг за другом через короткие промежутки времени, то пороговое напряжение, вызывающее реакцию, снижалось. Если раздражения наносили достаточно часто, то порог падал до нуля, т. е. реакция становилась спонтанной.

Вопрос о спонтанности в нервной системе, т. е. о таких изменениях на выходе, которые не зависят от изменений ни экстероцептивного, ни интероцептивного раздражения, сливается с вопросом о структурированности нервных разрядов, необходимой для координации сложных движений (гл. 3). Если на вход поступает простой сигнал, а разряд характеризуется определенной структурой, такая модуляция выходных сигналов хотя бы отчасти определяется центральными механизмами. Если входной сигнал носит тонический характер, а на выходе системы регистрируется ритмическая активность, то ритмические изменения содержат элементы спонтанности, но вместе с тем зависят и от структурированности влияний центральных механизмов, даже если ритмичность является просто результатом утомления и спонтанного восстановления. Таким образом, многие примеры, рассмотренные в гл. 3 в качестве доказательств структурированности центральных влияний, имеют касательство и к данному вопросу. Конечно, всякий раз, когда на выходе системы наблюдается ритмическая активность, это непременно означает наличие обратной связи (в широком смысле), которая учитывает последст-

вия активности и вызывает ее повторение. Однако в случае спонтанных ритмов этот механизм либо присущ самой системе, либо является ее частью (обсуждение см. в [861]).

Отношения между системами, контролирующими характер определенных движений и ритмичность их появления, представлены на рис. 112. Временны́е параметры ритма могут определяться либо периферическими, либо центральными факторами.

1. *Сигналы, определяющие временны́е параметры ритма, поступают с периферии.* В таких случаях характер реакции может определяться центральными механизмами, если даже она вызывается внешними факторами; например, приближение предмета к глазу вызывает структурированную серию электрических импульсов, что

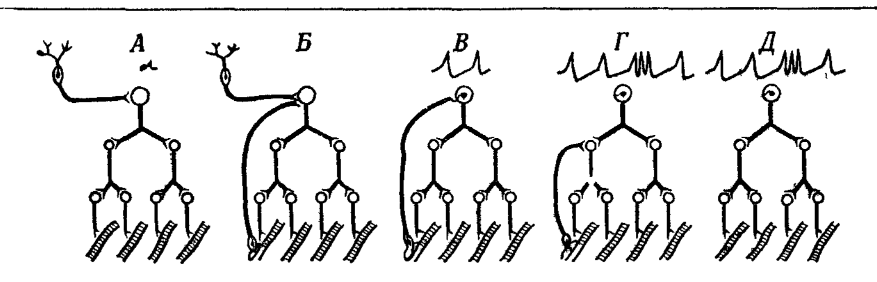


Рис. 112. Схемы гипотетических нервных механизмов, вызывающих организованные двигательные акты [372].

Три уровня нейронов представляют собой ветвящиеся цепи, интегративные свойства этих цепей таковы, что импульсы могут изменяться в местах контакта, а затем посылаться к эффекторам *А* и *Б* изображены с рецепторами, а *В*, *Г*, *Д* — со спонтанными водителями ритма В *Б* и *В* имеется проприоцептивная обратная связь, воздействующая на нейрон-переключатель, а в *Г* обратная связь влияет только на форму акта.

приводит к реакции мигания (рис. 112, *А*). Если при этом существует обратная связь от экстерорецепторов или проприоцепторов, разряд может стать ритмичным (рис. 112, *Б*); в этом случае первый сигнал служит триггером.

2. *Сигналы, определяющие временны́е параметры ритма, поступают от центрального водителя ритма.* Этот случай отличается от предыдущего только тем, что имеется некий центральный водитель ритма, который через правильные промежутки времени генерирует сигналы (рис. 112, *В—Д*). Практически системы, изображенные на рис. 112, *Б* и *В*, мало чем отличаются друг от друга: если обратная связь запускает очередной цикл раньше, чем центральный водитель ритма, то наличие последнего оказывается замаскированным. В большинстве случаев внешняя обратная связь определяет параметры спонтанного ритма; если ее нарушить, то ритмические колебания не исчезнут, хотя характер их изменится (см. гл. 3). В свою очередь функционирование центрального водителя ритма может зависеть от активности внутренних цепей обратной связи.

В некоторых случаях обратная связь может действовать не на водитель ритма, а на последующие звенья; при этом она модулирует не частоту, а форму ритмических колебаний. Баллок приводит в качестве примера расстройства при ходьбе у больных, страдающих спинной сухоткой, и у слепых (рис. 112, *Г*). Так или иначе, но обратная связь, по-видимому, организована сложнее, чем это показано на приведенных схемах; она слагается из сложного взаимодействия положительных и отрицательных, специфических и диффузных, быстрых и медленных адаптивных влияний. Некоторые высокочастотные ритмы (рис. 112, *Д*) (например, те, что генерируются электрическим органом гимнарха), по-видимому, происходят без участия какой-либо обратной связи, внешней относительно водителя ритма [1547]. О других примерах такого рода ритмов мы упоминали выше, когда говорили о ритмической активности в сердечном ганглии омара и стрекотательном аппарате цикады.

В целом ряде случаев были зарегистрированы ритмические процессы, протекающие в центральной нервной системе, экспериментально изолированной от периферических воздействий, например в брюшной нервной цепочке водяного жука *Ditiscus marginalis* [10] и в ганглиях некоторых улиток [1182]. Хорридж [1146] показал нервное происхождение ритмических плавательных движений медуз, а Миллер [1754] обнаружил, что ритм дыхательных движений пустынной саранчи задается водителем ритма, расположенным в среднегрудном ганглии, активность которого сохраняется и в изолированной брюшной нервной цепочке, хотя и может изменяться под действием двуокиси углерода. Другие примеры приводились в гл. 3.

Ритмические разряды такого же нейрогенного происхождения были изучены у эмбрионов птиц и рыб. У этих животных в процессе эмбриогенеза между моментом формирования моторной иннервации мышц и завершением построения сенсорной части рефлекторной дуги проходит некоторое время. В течение этого периода у эмбрионов можно наблюдать спонтанные движения, нередко ритмического характера, хотя вызвать у них рефлекторные реакции еще нельзя [907, 2420]. У куриного эмбриона спонтанные движения впервые появляются на 4-й день развития и наблюдаются на протяжении всего эмбрионального периода. Эти движения носят циклический характер, причем каждый цикл состоит из периода активности, вслед за которым следует период покоя; средняя продолжительность и составные элементы цикла с возрастом изменяются. Если перерезать спинной мозг эмбриона на уровне шеи или между крыльями и ногами, спонтанная активность продолжается в каждом отделе независимо. Таким образом, возможные водители ритма имеются во всех отделах спинного мозга, хотя, по-видимому, доминируют те из них, которые расположены ближе к головному мозгу: у спинальных эмбрионов между 8-м и 17-м днем развития активность на 10—20% ниже, чем у интактных эмбрионов соответствующего возраста. Это определяется не просто количеством нервной ткани: при выбо-

рочном удалении мозговой ткани удалось установить, что специфические влияния разных отделов мозга начинают проявляться на разных стадиях инкубации [521, 908, 910—912].

Конечно, из этих примеров не следует, что спонтанная активность отдельных нейронов обязательно носит ритмический характер — она может быть и нерегулярной [2559]. Во всяком случае, ритмическая активность данной группы нейронов зависит от определенных устойчивых тонических влияний. Например, Керкат и Тейлор [1334] зарегистрировали спонтанные разряды в изолированном брюшном ганглии речного рака *(Astacus fluviatilis)*, в нервной цепочке таракана *(Periplaneta americana)* и в ножном ганглии брюхоногого моллюска *(Agrolimax recticulatus)*. Однако эти разряды в большой мере зависят от температуры: если после изменения температуры дается несколько минут для стабилизации препарата, возникает новый устойчивый ритм разрядов. Для каждого препарата имеется некая оптимальная температура, при которой частота разрядов максимальна, хотя этот оптимум может варьировать в зависимости от температуры, при которой содержалось животное. Резкие перепады температуры вызывают заметные отклонения в частоте разрядов (см. также [1628]).

Разработанная в последнее время методика внутриклеточного отведения биопотенциалов дала возможность изучать электрическую активность нервной системы на клеточном уровне (см., например, [372, 2037]). Во многих нейронах были обнаружены спонтанные разряды, возникающие в различных участках тела клетки (зона водителя ритма), которые могут оказывать влияние на клетку в целом или на какую-то ее часть. В некоторых клетках имеется по нескольку таких водителей ритма с разными временными параметрами. Подобные изменения состояния нейрона могут изменять его реактивность на внешние воздействия и могут даже оказывать влияние на другие нейроны (как электротонически, так и генерируя спайковые разряды; см. также гл. 5 и 6 и [369—371, 374]).

Ритмическая активность в нервной системе в большинстве случаев имеет периодичность, измеряемую в секундах или долях секунды, тогда как периодичность изменений поведения животных измеряется в минутах, часах или даже днях. Тем не менее хорошо известны случаи соизмеримых по времени (частоте) ритмов, вероятно спонтанных. Многощетинковый червь *Arenicola marina* живет в U-образных норках; каждые 6—7 мин у него наблюдается комплекс движений, связанных с питанием, а каждые 20—60 мин — движения, связанные с ирригационно-дефекационным циклом. Эта циклическая активность могла бы возникать в ответ на регулярно повторяющиеся периферические события — пустой зоб, полная прямая кишка, и т. д., но имеющиеся данные не подтверждают такого предположения. Цикл, по-видимому, может начаться в отсутствие внешнего раздражения и биологической необходимости и завершиться, несмотря на то что потребности червя не были удовлетворены. Весьма

вероятно, что у червя имеется двое биологических «часов» — для каждого из двух основных упомянутых ритмов. Для поддержания этих ритмов головной ганглий не обязателен; главную роль играет брюшная нервная цепочка, а спонтанность зависит отчасти от стенок зоба [2546, 2547].

Измеряется ли периодичность ритма в секундах или в долях секунды, как в случае нервных клеток, в минутах — как у полихет,

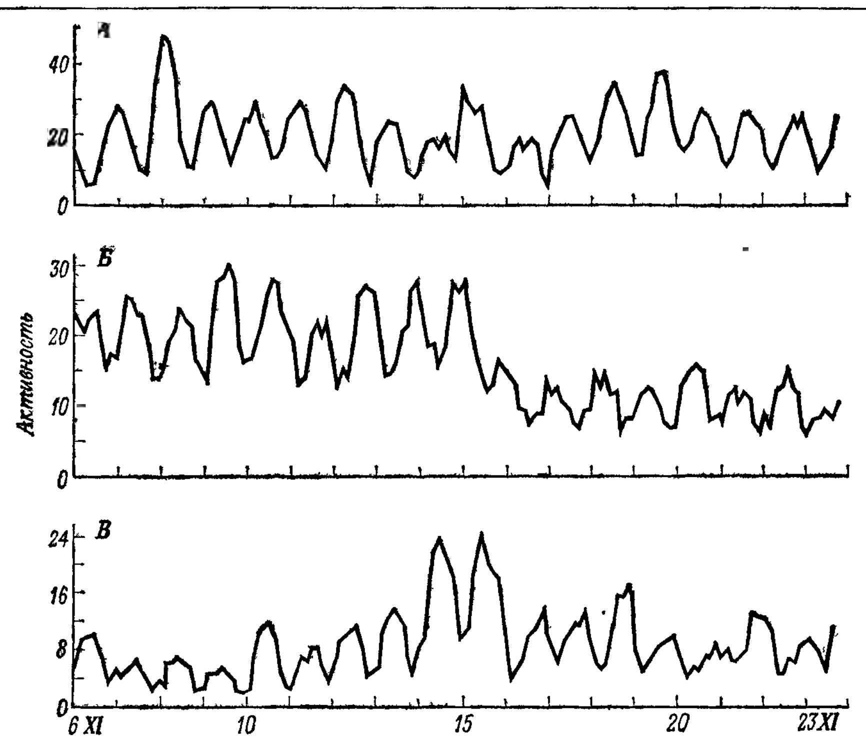


Рис. 113. Изменение активности у мышей, два поколения которых содержались при неизменных условиях [74].

На оси ординат — величина активности на 3 ч; на оси абсцисс — дата, P — продолжительность периода в часах (*А*. $P=25{,}5$. *Б* $P=26{,}1$ В. $P=25{,}2$)

или же в часах, днях и месяцах, на первых стадиях анализа во всех случаях возникают одни и те же проблемы. Некоторые наиболее интересные результаты были получены при исследовании ритмов с периодичностью, равной приблизительно 24 ч, лежащих в основе различий между ночной и дневной активностью у большинства животных. Такие ритмы могут продолжаться, не затухая и с весьма незначительными отклонениями от периодичности, в течение многих недель и месяцев, когда животных содержат в лаборатории при по-

стоянных условиях (рис. 113). Например, у помещенной в такие условия канарейки период цикла активности изменяется всего лишь на 0,2—4% [2477]. Такая устойчивость ритма в условиях, когда внешний водитель ритма, задающий параметры цикла, отсутствует, говорит о том, что ритм носит эндогенный характер. Доказать справедливость исходной гипотезы о независимости ритма от внешних факторов, конечно, нелегко [351]. Однако можно устранить влияние всех внешних факторов, находящихся во временной зависимости

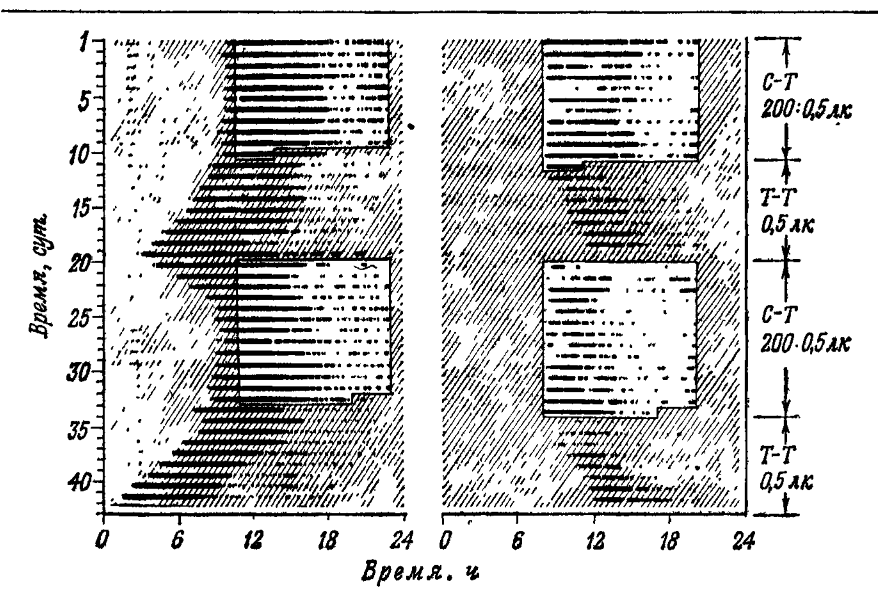


Рис. 114. Ритм активности двух зябликов, содержавшихся либо в условиях чередования света (200 лк) и темноты (0,5 лк) (С—Т), либо при постоянной освещенности 0,5 лк (Т—Т) [79, 82].

Темный участок — 0,5 лк, светлый — 200 лк.

от цикла вращения Земли, если перевезти животных по широте в другое полушарие; например, перемещение пчел из Парижа в Нью-Йорк при постоянстве прочих условий показало, что суточный ритм поведения при этом не изменяется [1986]. Другие данные, свидетельствующие о независимости ритма от внешних факторов, получены в опытах на группах животных одного вида, у отдельных особей которых наблюдаются индивидуальные, но устойчивые циклы (см., например, [1098]). Однако наиболее убедительным доводом представляется тот факт, что при контролируемых внешних условиях периодичность лишь слегка отклоняется от 24-часовой. Обычно, как на приведенном на рис. 114 фрагменте записи активности зябликов, содержавшихся при постоянных условиях освещения,

такие отклонения малы, но довольно устойчивы. Ясно, что такой «циркадный» ритм не может зависеть от воздействий внешних факторов, повторяющихся точно или в среднем через каждые 24 ч (см. [76, 77, 1932]).

Это, конечно, не означает, что внешние факторы не оказывают никакого влияния. У большинства дневных видов такие параметры, как частота ритма, отношение периода активности к покою, а также абсолютная величина активности, при ярком свете больше, чем при слабом. У ночных видов обычно наблюдается обратное: величина активности снижается с усилением освещения [76, 77]. Из этого правила, однако, имеются исключения [1099], хотя Кавануа [1308] считает их просто следствием чересчур яркого освещения, используемого во многих экспериментах. Активность хомячков *Peromyscus*, содержащихся при слабом свете, возрастает, как только освещение усиливается. Эти результаты станут понятны, если предположить, что ритм зависит от циркадного водителя ритма, «уровень» которого относительно порога активности меняется в зависимости от освещенности (или от разницы между уровнем освещенности и предпочитаемым уровнем) (рис. 115). Поскольку для таких водителей ритма характерна положительная зависимость между уровнем и частотой, все три приведенных выше параметра должны коррелировать друг с другом. Температура также может влиять на циркадные ритмы, хотя обычно ее влияние удивительно мало (см., например, [352, 1291]).

В естественных условиях циркадные ритмы точно синхронизированы с 24-часовым циклом через периодически изменяющиеся факторы внешней среды. Такие факторы среды, синхронизирующие циркадные ритмы, принято называть «*Zeitgebern*», что можно перевести как «синхронизатор» или «датчик времени» [75]. Среди них наиболее важное значение имеют изменения освещения и температуры. Если данный ритм активности наблюдается при постоянных внешних условиях, то для его перестройки после запуска датчика времени требуется время (рис. 114) и фазовое отношение изменяется в зависимости от частоты самопроизвольных колебаний [81, 523]. Имеются, конечно, пределы периодичности, которую датчик времени может «навязать» циркадному ритму; например, домовой мыши можно «навязать» циклы продолжительностью от 21 до 27 ч (во всех случаях половина времени — темнота, половина — свет), но если циклы чередования «дня» и «ночи» короче или длиннее, то животные возвращаются к приблизительно 24-часовому циклу [2424]. По-видимому, животным можно «навязать» ритмы, еще больше отличающиеся от 24-часового, используя постепенный переход от света к темноте [1304].

Запуск циркадного ритма датчиком времени приводит к постоянному фазовому соотношению между циркадным ритмом организма и периодическими изменениями факторов среды. У дневных видов включение освещения, очевидно, играет более важную роль в изме-

нении ритма, чем его выключение, а у ночных видов — наоборот [523]; при этом начало активности часто оказывается в более строгой зависимости от восхода солнца, чем прекращение активности — от его захода (рис. 116). Ашофф [79] указал, что, рассматривая фазовое соотношение между циклом активности организма и внешним синхронизирующим циклом, желательно сопоставлять середины

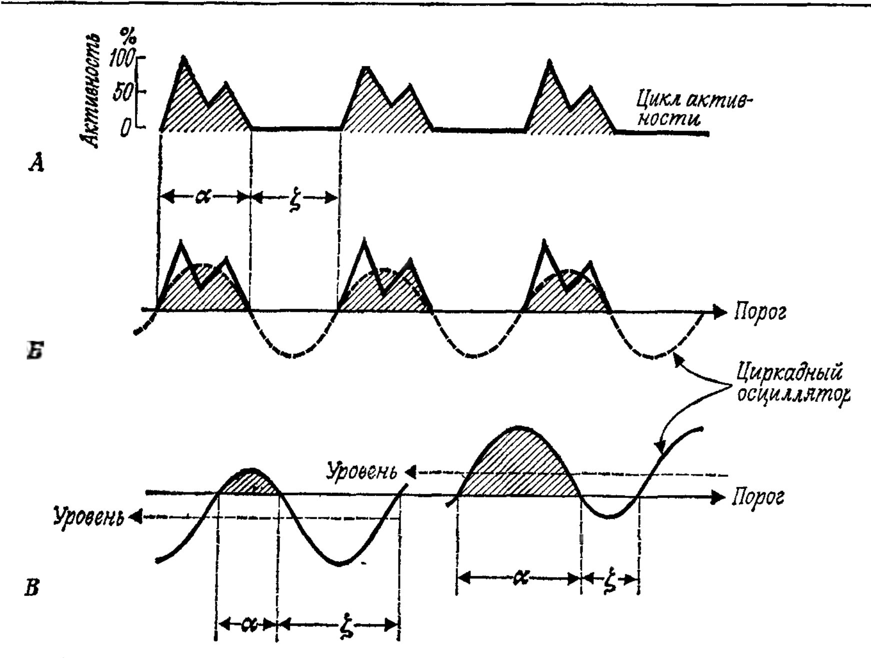


Рис. 115.

А. Схематическое представление ритма активности с фазой активности α и фазой покоя ζ. *Б.* Описание ритма с помощью осциллятора, дважды за цикл проходящего через пороговое значение. *В.* Изменение отношения α/ζ, представленное в виде изменений положения уровня осциллятора (пунктирная линия) относительно положения порога. Заштрихованная область — активность [79].

обоих циклов, а не их начала или концы. На рис. 117, *Б* воспроизведены графики двух циклов активности организма. Сдвиг фаз между этими циклами и циклом движения солнца равен в обоих случаях 30°, если сравнивать средние точки периодов, однако при сравнении начала или конца циклов соответственно с восходом или заходом солнца фазовый сдвиг становится непостоянным.

Поскольку частота циркадного ритма обычно повышается с усилением освещенности (см. стр. 342) и поскольку фазовый сдвиг меняется с изменением частоты, следует ожидать, что у дневных животных фазовый сдвиг летом больше, чем зимой; это предположение было подтверждено полевыми наблюдениями [79].

Таким образом, многие наблюдения над суточными ритмами активности, особенно у птиц, можно объяснить, предположив наличие у них единого эндогенного водителя ритма, параметры которого задаются внутренним датчиком времени. Однако в ряде других случаев такая модель выглядит упрощенной, и представляется необходимым постулировать две системы, причем одна из них строго

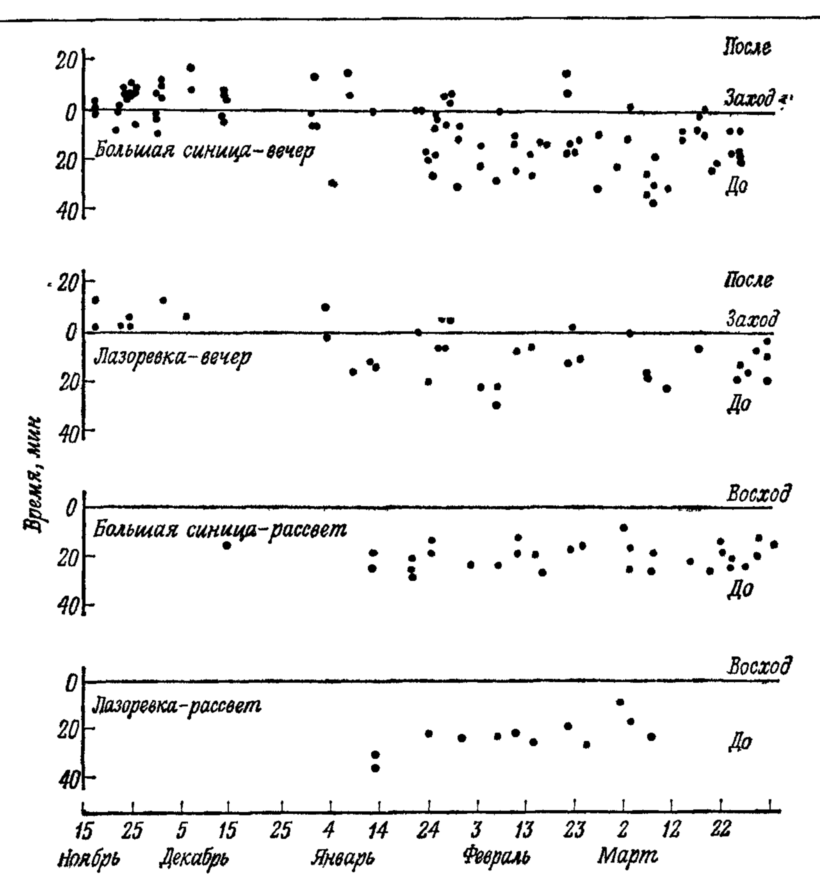


Рис. 116. Время залета и вылета из дупла лазоревки (*Parus coeruleus*) и большой синицы (*Parus major*) в зимние месяцы [1040].

эндогенна, а другая более чувствительна к внешним воздействиям (см., например, [350, 1932]). Так, если содержать мышь в условиях очень длинного или очень короткого светового периода, то утренний пик активности совпадает с ритмом внешнего датчика времени, тогда как вечерний приблизительно соответствует 24-часовой периодичности. Физиологические исследования, проведенные на человеке,

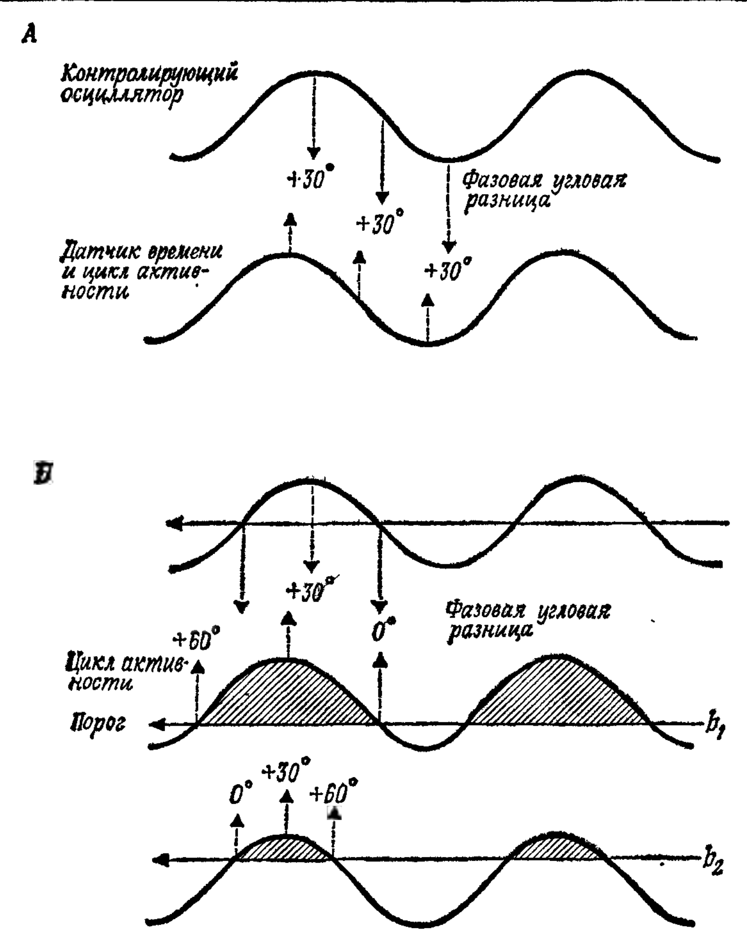


Рис. 117. Синхронизируемые осцилляторы; фазовая разница контролируемого колебания с контролирующим составляет +30° [78].

А. Два синхронизируемых осциллятора; синусоидальные колебания. *Б.* Датчик времени и циркадный осциллятор с высоким уровнем (b_1) или с низким уровнем (b_2).

также наводят на мысль о существовании более чем одного механизма.

Об анатомических и физиологических основах циркадных часов известно мало. Харкер [920], например, утверждает, что циркадный ритм активности таракана *Periplaneta americana* контролируется эндогенным нейросекреторным ритмом в подглоточном ганглии, который в свою очередь частично контролируется вторыми биологическими часами, чувствительными к световому воздражению, воспринимаемому глазками. У Робертса [2020, 2021], однако, эта точка

зрения вызывает сомнения, а Брэйди лишь отчасти удалось согласовать противоречивые результаты, предположив, что «в мозгу имеется электрический водитель ритма, координирующий довольно-таки эфемерные нейроэндокринные ритмы в ганглиях нервной цепочки».

14.1. ВЫВОДЫ

1. «Спонтанность» предполагает наличие на выходе системы таких изменений, для которых не известны соответствующие изменения на входе.

2. Примеры спонтанности в поведении общеизвестны. Между спонтанной активностью и активностью, вызванной раздражителями, нельзя провести четкой границы.

3. Ритмические изменения на выходе системы могут зависеть от внешних периодических сигналов, часто возникающих в результате обратной связи от последствий активности, или же от действия какого-либо внутреннего водителя ритма. Активность последнего может, конечно, зависеть от его собственных внутренних обратных связей.

4. В ряде случаев была зарегистрирована ритмическая активность в изолированной нервной системе. Имеется также много сведений о спонтанной ритмической активности в отдельных нервных клетках.

5. У многих видов исследовались спонтанные ритмы в поведении животного в целом; эти ритмы характеризуются периодичностью, измеряемой в минутах, часах или днях. Обсуждается природа циркадных ритмов.

Г Л А В А 15

РАЗНООБРАЗИЕ МОТИВАЦИОННЫХ СИСТЕМ

Как было показано в предыдущих главах, кратковременные изменения поведения и реактивности к внешним раздражителям следует приписать изменениям, происходящим внутри организма. Эти изменения достаточно сложны уже на поведенческом уровне и (за исключением начальных стадий анализа) не могут быть сведены к какой-то одной промежуточной переменной, такой, например, как побуждение (гл. 8 и 9). На изменения реактивности влияют как экстраневральные факторы (гл. 10 и 11) и последствия самой активности (гл. 10 и 13), так и раздражители, непосредственно вызывающие реакцию (гл. 4—6). При анализе на физиологическом уровне можно заметить, что эти факторы оказывают воздействие на сложные сети в центральной нервной системе, отдельные участки которых ответственны за различные аспекты реактивности (гл. 12). Состояние этих сетей может меняться независимо от изменения экстраневральных факторов (гл. 14), и они могут влиять на поведение, определяя его цели и увеличивая вероятность тех или иных последовательностей раздражитель — реакция (гл. 11, 12 и 25).

Однако до сих пор мы рассмотрели лишь весьма немногочисленные типы поведения, поэтому правомерно задать вопрос: можно ли найти какие-то общие принципы, применимые и к другим типам поведения? В настоящей главе мы попытаемся обобщить и расширить уже имеющиеся данные, рассмотрев изменения реактивности, обнаруженные при исследовании некоторых функциональных категорий поведения. При этом мы ограничимся лишь относительно кратковременными изменениями поведения; проблемы интеграции и развития будут рассмотрены позднее.

15.1. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ (В ОСНОВНОМ НА ПРИМЕРЕ ГРЫЗУНОВ)

Мы уже говорили о различных аспектах регуляции пищевого поведения у крыс; здесь мы попытаемся обобщить эти данные, так чтобы пищевое поведение можно было сравнить с другими видами поведения, и рассмотреть их в более широком контексте.

Процесс еды у грызунов определяется взаимодействием центральных механизмов возбуждения и торможения; эти механизмы и сами далеко не однородны, а их составные элементы отвечают как за характер движений при еде, так и за реактивность к пищевым раз-

дражителям. На состояние этих механизмов влияет множество факторов, в том числе торможение, развивающееся по мере поглощения пищи; вызванные этими факторами изменения угасают с разной скоростью (гл. 10—12). Определенную роль играет также индивидуальный опыт, в том числе опыт, определяющий ритмы поведения (гл. 14 и 22).

Когда преобладают факторы, вызывающие возбуждение, у животного наблюдается такое поисковое поведение, которое, вероятнее всего, приведет его к пище. В какой-то степени это поведение непосредственно определяется предварительным лишением пищи, но в основном оно является результатом возрастания реактивности к внешним раздражителям (см. гл. 11). Во время поискового поведения животное особенно чувствительно к раздражителям, которые могут служить указанием на присутствие пищи (гл. 11); каковы конкретно эти раздражители, зависит от доступности и вкусовых качеств различных видов пищи (см., например, [1104, 1105, 1107]), от особенностей пищевых потребностей животного (см. разд. 10.3), от предшествующего опыта и других факторов. Признаки, которые служат раздражителями, могут быть общими для самых разных видов пищи или, особенно у некоторых беспозвоночных, могут характеризовать какой-то один вид пищи (см. разд. 4.2; [2381]). Эти раздражители вызывают такие виды активности, как схватывание добычи, ее «обработка» и поглощение; детали поведения варьируют в зависимости от обстоятельств и вида животного [2080].

Когда млекопитающее ест, обратные связи, вызванные раздражением рецепторов рта, глотки и желудка, а также изменения состава крови сдвигают равновесие в сторону торможения. Процессы торможения развиваются раньше, чем начинают компенсироваться основные потребности тканей, и протекают эти процессы с различной скоростью (гл. 13). Кроме того, по крайней мере у некоторых животных эти процессы торможения могут воздействовать на завершающий акт пищевого поведения, не затрагивая приводящего к нему поискового поведения; именно поэтому сытые животные часто охотятся [1042, 1562].

Центральные механизмы возбуждения и торможения не просты, поскольку различные переменные, с помощью которых можно оценить пищевое поведение, довольно слабо коррелируют между собой (см. разд. 8.1). Едва ли возможно преувеличить разнообразие факторов, определяющих относительную привлекательность различных видов пищи и количество поглощаемой пищи. Например, у крыс новизна пищи может служить фактором, способствующим как увеличению [2545], так и уменьшению [143] количества съедаемой пищи. У взрослых обезьян чаще наблюдается последнее, однако, если обезьяна видит, как другая обезьяна поедает эту пищу, она тоже начинает есть [2534]; чаще всего незнакомый корм первыми пробуют молодые животные. На пищевые реакции у щенков собак [1244, 1248], опоссумов [1934], птиц [1300, 1562, 2410—2413, 2436] и других

животных облегчающее влияние оказывает присутствие сородичей. Количество поглощаемой пищи может также зависеть от ее количества, имеющегося в наличии [2055].

15.2. ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ САМЦОВ КРЫС И ДРУГИХ ЖИВОТНЫХ

Половое поведение самцов крыс складывается из таких рефлекторных реакций, как эрекция пениса и движения таза; эти реакции, вероятно, зависят от функционирования нейронных механизмов в продолговатом и спинном мозге. Эрекция и движения головки пениса можно вызвать у спинальных крыс [942], а у других животных эти компоненты полового акта могут быть вызваны у взрослых особей с перерезанным спинным мозгом и у эмбрионов или новорожденных еще до того, как начнут полностью функционировать высшие отделы мозга. Однако интеграция этих рефлексов в функционально эффективный акт зависит от более передних отделов мозга. По некоторым данным, эти отделы оказывают, в частности, тормозное воздействие [192, 939, 940].

Половое поведение самцов зависит также от содержания в крови андрогенов. Помимо влияния на развитие организма (см. разд. 22.5), андрогены воздействуют также на центральную нервную систему (например, на гипоталамус, возможно, и на другие отделы) и, кроме того, оказывают периферический эффект, влияя на наружные половые органы (см. разд. 10.1). Влияние андрогенов на центральную нервную систему может отчасти выражаться в изменении тормозного действия высших нервных механизмов ([191, 192 ; см. разд. 10.3). Эффект воздействия андрогенов усиливается за счет влияний, связанных с корой головного мозга, которые, вероятно, в свою очередь зависят от опыта (см. разделы 10.1 и 22.5). Даже в тех случаях, когда уровень гормонов достаточно высок, половая реактивность самца не может быть непрерывной. Половая активность сменяется другими видами активности. По-видимому, эти изменения реактивности определяются отчасти центрально, отчасти раздражениями, связанными с осуществлением полового поведения, отчасти же в результате действия факторов, специфичных для других типов поведения (см. разд. 17.1).

Время от времени у самца наблюдается соответствующее поисковое поведение, и он становится особенно чувствителен к раздражителям, обычно исходящим от готовой к спариванию самки (см., например, [415, 416]); самец обнюхивает самку [578] и через некоторое время делает садку, которая завершается краткой интромиссией, после чего самец отходит от самки. Серии таких интромиссий с короткими паузами между ними завершаются интромиссией, во время которой происходит эйякуляция. Затем, прежде чем начнется очередная серия интромиссий, наступает более продолжительный интервал (постэйякуляторный рефрактерный период). Предшествующие эйякуляции интромиссии способствуют не только достижению

самцом порога возбуждения, необходимого для эйякуляции, как отмечается ниже, но и успешному оплодотворению самки [2625].

Интромиссия происходит в два этапа: сначала самец делает несколько несильных толчков пенисом вблизи или в область полового отверстия, а затем один раз глубоко вводит пенис во влагалище, извлекает его и отходит от самки. Анестезия пениса ксикаином предотвращает или замедляет наступление полной интромиссии, хотя способность к садкам при этом не изменяется ([5, 409]; см. также [464] — данные о кошках).

Соотношение во времени различных элементов процесса спаривания, различное у животных разных линий, позволяет получить важные сведения об обратной связи, возникающей при осуществлении интромиссий и эйякуляций. Когда самца оставляют в течение часа с самкой, число интромиссий на одну эйякуляцию сначала уменьшается, а затем в некоторых случаях снова увеличивается, тогда как постэйякуляторный рефрактерный период увеличивается во всех случаях [202, 1445]. Таким образом, последствия интромиссий и эйякуляции ни в коем случае нельзя считать простыми. Для объяснения этих результатов Бич и Джордан [202] выдвинули предположение о существовании двух механизмов: активирующего механизма, повышающего уровень полового возбуждения, что приводит к спариванию, а также механизма, управляющего осуществлением самого спаривания и извержением семени.

О состоянии активирующего механизма можно судить по времени, проходящему от момента, когда к самцу выпускают самку, до первой интромиссии (латентный период интромиссии), а также по продолжительности рефрактерного периода между эйякуляцией и очередной интромиссией (рис. 118, *А* и *Б*). Поскольку после каждой последующей эйякуляции рефрактерные периоды увеличиваются, было высказано предположение, что серия эйякуляций оказывает кумулятивное тормозное влияние на механизм активации. Если самцу предоставить возможность спаривания до «полового насыщения» (критерий «полового насыщения» — 30 мин без садок), то латентный период, как показали последующие тесты, остается высоким в течение нескольких дней. Было сделано предположение, что максимальная реактивность активирующего механизма не восстанавливается в течение недели.

О состоянии механизма, управляющего спариванием, можно судить по числу интромиссий, необходимых для наступления эйякуляции, а также по латентному периоду между первой садкой в каждой серии и эйякуляцией (рис. 118, *В*). Число интромиссий на эйякуляцию с каждой последующей эйякуляцией данной серии уменьшается, так что интромиссии или эйякуляции оказывают, видимо, сенсибилизирующее действие на механизм спаривания (см. также [1446]). Число интромиссий, необходимых для того, чтобы вызвать эйякуляцию, возвращается к исходному уровню приблизительно через 90 мин после прекращения половой активности.

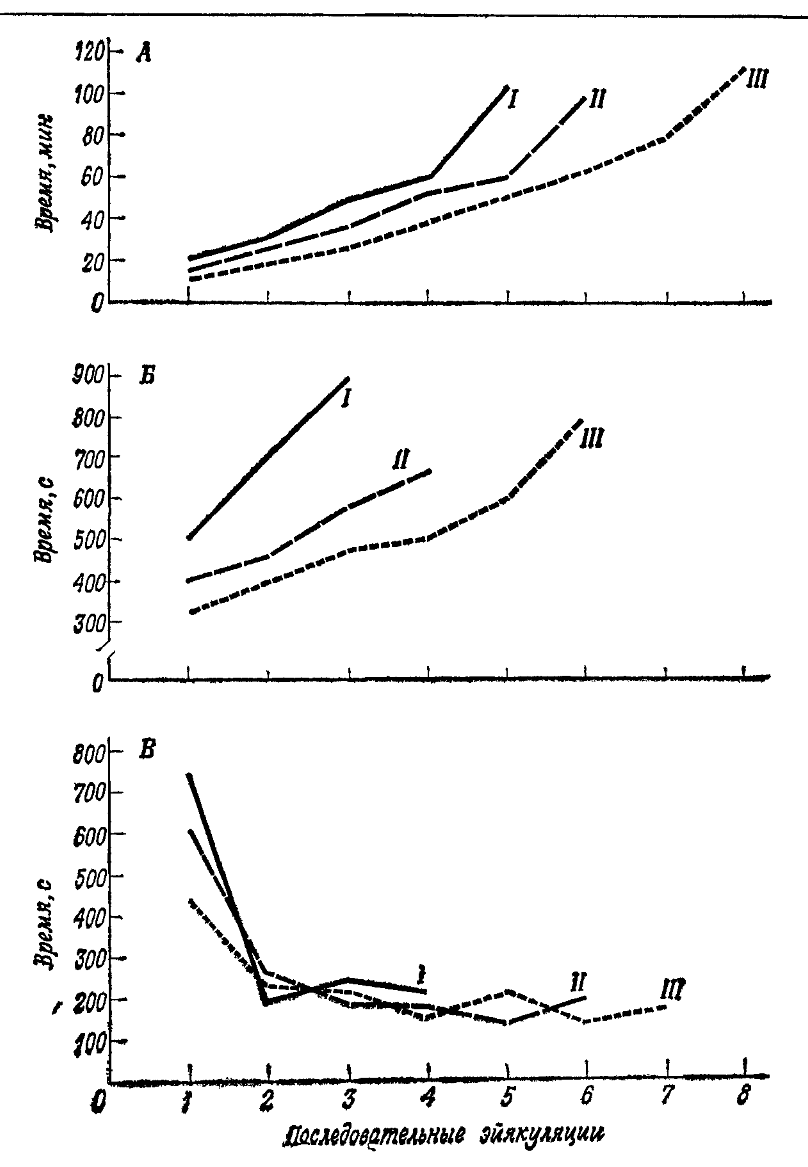


Рис. 118. Процесс изменения полового поведения самца крысы [202].

Самцам после полного полового истощения (30 мин без садок на самку в эструсе) предоставлялся 3 (*I*), 6 (*II*) или 15-дневный (*III*) восстановительный период На оси абсцисс — номер очередной эйякуляции. *А*. Время от начала теста, в котором происходили последовательные эйякуляции *Б* Продолжительность рефрактерных периодов после каждой очередной эйякуляции. *В*. Латентный период последовательных эйякуляций (т. е. время от первой садки до наступления эйякуляции).

В пользу представления о существовании двух самостоятельных механизмов говорят также данные эндокринологии. Бич [181], Бич и Хольц-Такер [198], а также Уэйлен и др. [2563] обнаружили, что при повышении дозы вводимых андрогенов число различных объектов, вызывающих садки у самцов крыс, увеличивается, а латентный период садок уменьшается. Однако число интромиссий перед эйякуляцией никак не связано с уровнем андрогенов. Исходя из этого, авторы пришли к заключению, что половая реактивность, оцениваемая по латентному периоду садок или интромиссий, непосредственно связана с уровнем андрогенов в крови; напротив, процесс эйякуляции, хотя для него и требуется некоторый минимальный уровень андрогенов, в дальнейшем от уровня андрогенов не зависит. Об этом же свидетельствуют и результаты кастрации. После кастрации латентный период интромиссий постепенно увеличивается, однако процесс эйякуляции временно даже облегчается; впрочем, последний эффект может быть неспецифическим следствием операции [510].

Имеются многочисленные данные, свидетельствующие о том, что механизмы, осуществляющие эрекцию и извержение семени, до некоторой степени независимы от механизмов, контролирующих другие аспекты поведения, характерного для спаривания. Первые находятся в спинном мозге и могут функционировать независимо от высших отделов нервной системы. Их можно активировать раздражением наружных половых органов (хотя случаи «спонтанной» эйякуляции показывают, что такое раздражение не имеет решающего значения). Однако в таких случаях последствия эйякуляции отличаются от того, что наблюдается при нормальной эйякуляции, сопровождающей половой акт; в частности, извержение семени, вызванное электрическим раздражением, по-иному сказывается на последующем половом поведении, чем эйякуляция при спаривании. Более того, извержение семени, по-видимому, существенно для нормального поведения после эйякуляции [192].

Изменения состояния возбуждения, наступающего вслед за интромиссией, анализировались более подробно. Число интромиссий, необходимых для эйякуляции, уменьшается в результате принудительной отсрочки после очередной интромиссии, если эта отсрочка больше 45—60 с (т. е. больше нормального перерыва между спариваниями), но не превышает 3—5 мин. Если отсрочка превышает 10 мин, то эйякуляции не происходит, хотя некоторые самцы продолжают спариваться несколько часов подряд (40—50 интромиссий) [1445]. Таким образом, интромиссия должна, по-видимому, сопровождаться процессом возбуждения, который некоторое время нарастает, а потом спадает до нуля.

Бич и Уэйлен [209] исследовали затухание этого процесса возбуждения более подробно. В этих экспериментах самку после 1—4 или 7 интромиссий удаляли на 7,5—120 мин. Возбуждение после исходной серии интромиссий, сохранившееся после возвращения

самки, оценивали, сравнивая число интромиссий, предшествующих эйякуляции, в опыте и в контроле. Оказалось, что возбуждающий эффект последовательных интромиссий носит кумулятивный характер и нарастает в продолжение нескольких минут после окончания последней интромиссии. Через 30 мин число дополнительных интромиссий уменьшалось до нормального уровня, отмечающегося при обычном спаривании без принудительного перерыва; некоторое возбуждение сохранялось и через 120 мин (см. также [239]).

Работа Бича и Уэйлена показала, что последствия серий интромиссий и эйякуляций значительно сложнее, чем следует из первоначально предложенной схемы. Влияние одной серии на латентный период эйякуляции (и на интервал между спариваниями) следующей серии сохраняется значительно дольше, чем ее влияние на число интромиссий, необходимых для эйякуляции. Таким образом, утверждение, что эти две характеристики отражают состояние одного и того же механизма, ошибочно [208, 209]. Кроме того, сомнительно, чтобы эйякуляции тормозили активирующий механизм. Если предотвратить интромиссии после первой эйякуляции, навязывая принудительные перерывы, то латентные периоды садок и интромиссий во второй серии будут меньше, чем в первой; это указывает на то, что активирующий механизм оказывает стимулирующее, а не тормозное влияние. Исходя из этого, Бич и Уэйлен [208] предположили, что начальные серии интромиссий, завершающихся эйякуляцией, имеют несколько более или менее независимых последствий:

1) сенсибилизация механизма спаривания, приводящая к уменьшению числа интромиссий, необходимых для наступления второй эйякуляции;

2) сенсибилизация активирующего механизма, приводящая к уменьшению латентных периодов садок и интромиссий, а следовательно, и латентного периода эйякуляции;

3) утомление, не связанное с половым поведением, которое временно маскирует сенсибилизацию активирующего механизма, но в результате последовательных эйякуляций накапливается, приводя к постепенному увеличению интервалов между эйякуляциями.

Неясно, почему авторы считают, что «утомление» не связано с половым поведением. Судя по данным, приведенным в гл. 13, эйякуляция оказывает, по-видимому, как положительное, так и отрицательное воздействие на половое возбуждение, причем эти воздействия ослабевают с разной скоростью. Мак-Джилл [1601], исследовавший половое поведение мышей, высказал сомнение в целесообразности концепции неспецифического утомления в данном случае. У мышей в момент эйякуляции самец обхватывает самку и падает с ней на бок. Мак-Джилл предположил, что существует третий механизм («эйякуляторный»), который срабатывает в результате эйякуляции; его последующее подавление задерживает стимуляцию механизма активации. Согласно этой точке зрения, при последователь-

ных эйякуляциях депрессия эйякуляторного механизма все больше увеличивается и время, необходимое для его восстановления, возрастает.

Этим, однако, затруднения не исчерпываются. Одно из них выявилось в результате наблюдений Пирса и Наттолла [1906], которые показали, что средняя продолжительность контакта при спаривании возрастает в каждой серии интромиссий; это говорит о том, что помимо сенсибилизации происходит ослабление рефлекса. Здесь опять-таки можно предположить, что положительные и отрицательные влияния возникают одновременно. Кроме того, было показано, что интервалы между интромиссиями во время спаривания сначала увеличиваются, а потом, по мере приближения эйякуляции, уменьшаются [579, 580].

Сулейрак (по [1445]) на основании своих экспериментов с фармакологическими препаратами высказал предположение, что здесь действует еще более сложный механизм. Он считает, что первичная регуляция поведения при спаривании, эйякуляции, интромиссий и рефрактерного периода осуществляется различными группами факторов. Это предположение основано на следующих наблюдениях: 1) некоторые нарушения эндокринного равновесия влияют на частоту эйякуляций, но не изменяют ни числа интромиссий, предшествующих каждой эйякуляции, ни рефрактерного периода; 2) некоторые стимуляторы центральной нервной системы влияют на частоту интромиссий, совсем не затрагивают эйякуляций и лишь незначительно влияют на продолжительность рефрактерного периода; 3) некоторые препараты, изменяющие активность ферментов в центральной нервной системе, увеличивают продолжительность рефрактерного периода, не влияя непосредственно на два других элемента полового акта.

В гл. 13 было показано, что ослабление реактивности часто специфично для определенного раздражителя, а не для реакции; это справедливо также для полового поведения. Если к самцу морской свинки [874], находящемуся в состоянии полового насыщения, подсадить новую самку, то это приведет к возобновлению полового поведения (то же самое наблюдается у крыс и многих других млекопитающих [2626]). Такая замена, особенно если новая самка давно не спаривалась, действует гораздо эффективнее, чем удаление и возвращение самки, с которой самец только что спаривался. Фишер [709] обнаружил, что если после наступления полового насыщения возвратить самку, с которой до этого спаривался самец, и одновременно предъявлять мигающий свет или прерывистый звук, то половое поведение самца возобновляется; однако полученный при этом эффект оказался значительно слабее, чем при подсаживании новой самки. Таким образом, изменение обстановки почти не сказывается на половом поведении самцов крыс в отличие от некоторых других животных (см. также [206]). На половую активность старых самцов крыс замена самки влияет меньше, чем на активность молодых —

возможно, первые менее чувствительны к новизне. Фишер также показал, что при введении новой самки число интромиссий, необходимых для наступления эйякуляции, возрастает, как будто самец начал спариваться заново. Эти данные Фишера не согласуются с результатами Цяо [1161]; он обнаружил, что особенности половой активности, связанные с дополнительными эйякуляциями при подсаживании новой самки, вообще характерны для более поздних этапов спаривания; этот последний результат был подтвержден Бермантом и др. ([240]; см. также [1162, 1403]).

Если самцу предоставить возможность спариваться с одной и той же самкой до полного насыщения, то его готовность спариваться с новой самкой (показателем служит латентный период интромиссии) со временем ослабевает, достигая минимума через 24 ч, а на протяжении этих 24 ч число эйякуляций со второй самкой всегда меньше, чем с первой, причем частота неудачных попыток эйякуляции оказалась наибольшей между 6-м и 18-м часом после достижения насыщения. Кроме того, с увеличением времени между моментом насыщения и опытом со второй самкой период между эйякуляциями во время опыта уменьшается, а средняя продолжительность латентного периода интромиссий возрастает. Между тем, согласно первоначальной модели Бича, эти величины должны изменяться совместно, будучи каждая мерой полового возбуждения. Эти и другие данные, полученные Бермантом и др. [240], указывают на то, что модель не отражает всех аспектов поведения крыс при спаривании.

Согласно предположению Фаулера и Уэйлена [725], эффект, производимый заменой самки, объясняется попытками первой самки отогнать самца. Другие исследователи показали, что после садки самка некоторое время избегает самца. Продолжительность этого периода зависит от характера предшествующих садок: после садок без интромиссии, с интромиссией и с эйякуляцией средняя продолжительность этих периодов составляет 13, 60 и 170 с соответственно ([1906, 1907]; см. также [238, 1413]). Недавно было проведено исследование, в котором самца крысы испытывали одновременно с пятью самками в эструсе. Как оказалось, нет никаких оснований считать, что самки, с которыми самец уже спаривался, избегали его сильнее, чем самки, с которыми он не спарился; в свою очередь самцы в этом тесте также не отдавали предпочтения ни одной из самок (Бич, личное сообщение). У кошек поведение самки, несомненно, имеет большое значение. Если к самцу, достигшему полового насыщения, подсадить новую самку, то это приводит к возобновлению интромиссий. Однако если новая самка непосредственно перед тестом спаривалась с другим самцом, то насыщение достигается при меньшем числе интромиссий, чем в нормальных сериях. Если к коту, который давно не спаривался, подсадить кошку, достигшую полового насыщения, то спаривание происходит редко [2562]. Наконец, следует подчеркнуть, что у тех немногих видов, которые были в этом отношении изучены, важную роль играет, как оказалось, индивидуаль-

ное предпочтение потенциального полового партнера (например, у собак [203], у обезьян [1013]).

Имеются также данные о развитии полового насыщения у ряда других позвоночных. У всех животных, способных к многократным эйякуляциям в течение ограниченного брачного периода, последовательные эйякуляции дают кумулятивный эффект [191]. На неадекватность унитарной концепции полового возбуждения указывали также Розенблатт и Аронсон [2044, 2045] и Уэйлен [2561, 2562] в связи с исследованиями, проведенными на кошках. Золотистые хомячки [205], мыши [1600, 1601], хомячки *Peromyscus* [445] напоминают в этом отношении крыс. Морские свинки и шиншиллы несколько отличаются от крыс и других мышевидных грызунов; в частности, они обычно эйякулируют после первой же интромиссии [251]. Имеются также данные для собак [203], овец [1911], кроликов [2072] и обезьян [1013, 1721]; о возможном значении обонятельных раздражителей у обезьян говорилось выше (см. разд. 10.1). Некоторые данные о зябликах получены Хайндом [1055], а исследования полового поведения домашних кур рассмотрены в обзоре Гула [879]. Другие исследования по этому вопросу приводятся у Шейна и Хейла [2113]; см. также работу Хилдрета [1036] на дрозофиле.

Половое поведение самцов млекопитающих обсуждалось столь подробно потому, что благодаря исследованиям Бича и его сотрудников у них хорошо изучено взаимодействие гормональных факторов, внешних раздражителей и обратных связей. Гормоны оказывают множественное действие, как центральное, так и периферическое, на длительный срок определяя общий уровень половой активности; текущая же реактивность определяется внешними раздражениями и обратными связями, влияние которых ослабевает (с разной скоростью). Как будет показано, для анализа этих взаимодействий концепция унитарного центрального состояния возбуждения требует значительной переработки.

15.3. СТРОИТЕЛЬСТВО ГНЕЗДА САМКОЙ КАНАРЕЙКИ

Последовательность действий при постройке гнезда следующая: сбор материала для гнезда, его перенос к месту гнездования и укладывание в гнезде. Последний элемент состоит из ограниченного числа стереотипных движений. Как и половое поведение крыс, гнездостроительное поведение зависит от уровня гормонов — при повышении уровня гормонов вся последовательность повторяется с большей частотой и больше вероятность ее завершения [2507].

Строительное поведение в большой степени зависит от раздражителей, возникающих в процессе самого строительства. Самка становится более чувствительной к этим раздражителям под влиянием гормонов, по-видимому оказывающих периферическое влияние (см. разд. 10.1 и 26.1). Таким образом, в данном случае, как и в поведении крыс, половые гормоны оказывают центральное и периферическое действие.

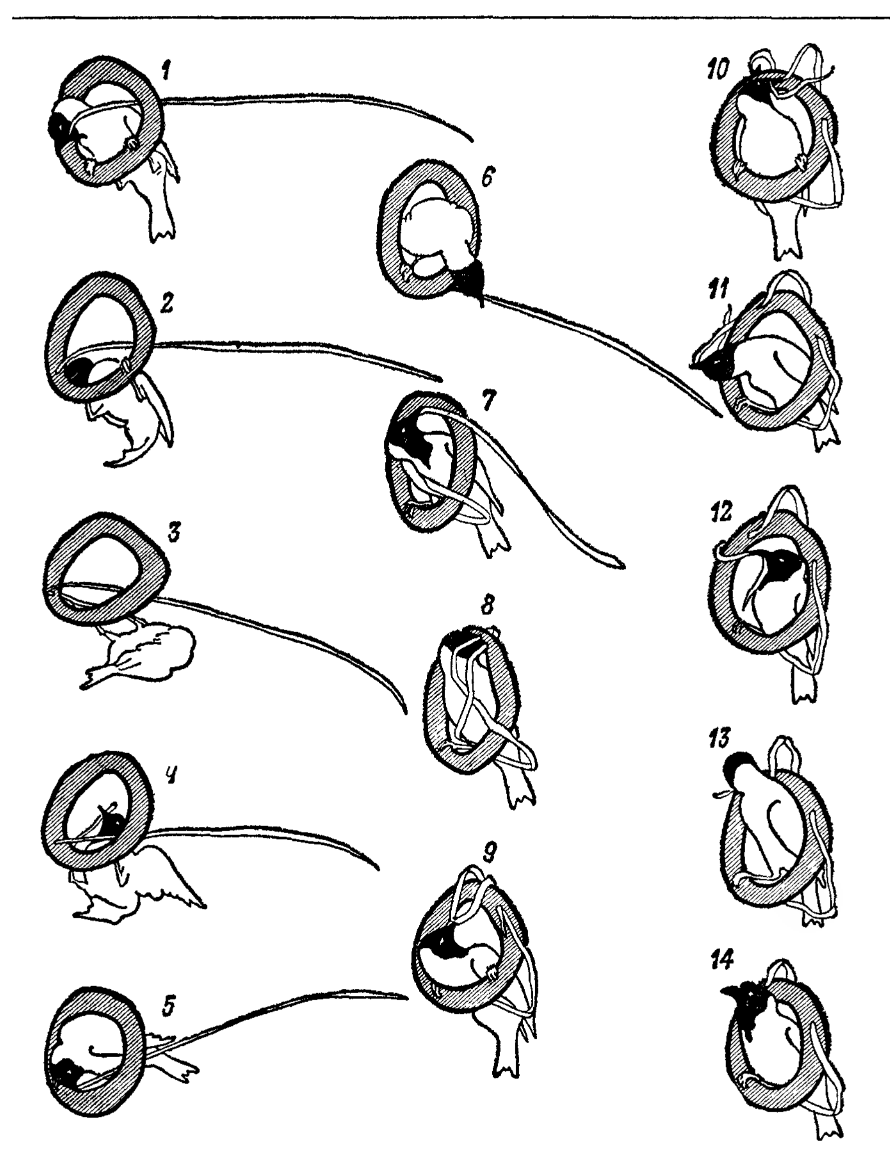


Рис. 119. Типичная последовательность движений *(1—14)* у самца деревенского ткачика, вплетающего полоску, оторванную от листа, в кольцо при постройке гнезда [455].

Источником стимуляции в данном случае в первую очередь служит само гнездо, которое строит самка. Раздражители от гнезда влияют на многие стороны гнездостроительного поведения, которые будут подробно рассмотрены позднее (гл. 25 и 26); к ним относятся частота гнездостроительных движений, совершаемых самкой, когда

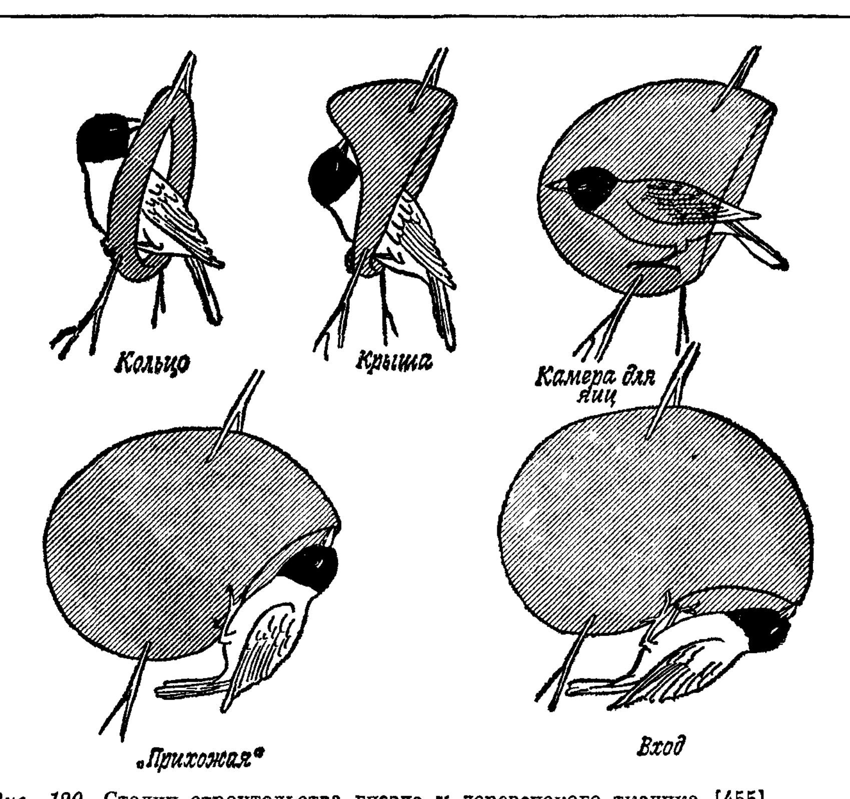


Рис. 120. Стадии строительства гнезда у деревенского ткачика [455].

Показаны последовательно строительство кольца, крыши, завершение камеры для яиц, «прихожей» и входа. Заметим, что в продолжение всего строительства самец садится все время на одно и то же место.

она сидит на лотке, выбор материала для гнезда и фактический объем строительного поведения (рис. 183, 188, 190). Кроме того, раздражители от гнезда ускоряют развитие изменений, связанных с процессом размножения, а тем самым и возникновение гормональных изменений, не связанных со строительством (рис. 189).

Поскольку от строения гнезда зависит эффект обратной связи, должна существовать некая оптимальная конструкция, оказывающая наибольшее влияние на каждую из этих функций. При нормальном ходе событий вид законченного гнезда тормозит дальнейшую стро-

ительную активность; прекращение строительства связано также с происходящими в это время в организме гормональными сдвигами [1061, 1063, 1074].

Итак, в данном случае, как и в половом поведении крыс, гормональное состояние влияет на многие центральные и периферические механизмы; кроме того, благодаря многообразным обратным связям поведение в свою очередь оказывает как положительные, так и отрицательные, как кратковременные, так и длительные влияния (см. далее разд. 26.1).

Гнездо канарейки имеет относительно простое строение, однако процедура строительства даже у тех видов, которые строят гнезда сложной конструкции, складывается из ограниченного числа стереотипных движений. Сложность постройки отчасти зависит от изменения способа использования этих движений по мере увеличения гнезда. Этот принцип иллюстрируется на рис. 119 и 120, на которых показано, как деревенский ткачик *Ploceus cucullatus* строит свое гнездо. На многих стадиях постройки внешнего каркаса птица сидит на одном и том же месте, но свои ткущие движения ориентирует относительно края уже готовой конструкции [455, 456, 484, 488].

15.4. ВЫБОР РАКОВИНЫ У РАКОВ-ОТШЕЛЬНИКОВ

Поведение при постройке гнезда регулируется раздражителями от самого строящегося гнезда, причем эффективность этих раздражителей меняется в зависимости от степени его завершенности. Аналогичный механизм был выявлен Ризом [1982] у раков-отшельников (*Pagurus samuelis* и *Calcinus paevimanus*) при выборе раковины. Поведение раков-отшельников в отношении раковины, в которой они живут, не зависит от предшествующего опыта. Оно представляет собой цепь реакций, каждая из которых вызывается различными признаками раковины. При выборе раковины раки-отшельники ориентируются отчасти с помощью зрения, но в основном благодаря осязанию. При нормальных условиях различные признаки раковин последовательно вызывают соответствующие реакции, и каждая из них в свою очередь влечет за собой появление нового комплекса раздражителей, вызывающих следующую реакцию. Таким образом, здесь имеет место последовательный переход от одного звена цепи к другому до тех пор, пока рак-отшельник не займет раковину и не обоснуется в ней. Эта цепь не жесткая, ее элементы можно вызвать независимо друг от друга. Даже заняв «квартиру», рак-отшельник может продолжать поисковое поведение, словно стремясь найти более подходящую раковину. Объем поискового поведения (его оценивают по общей двигательной активности и реактивности к раковинам) зависит от характеристик выбранного жилища. Общая эффективность раковины как источника раздражения определяется в первую очередь двумя ее характеристиками — весом и внутренней

конфигурацией, однако имеют значение и другие особенности. Только если раковина оказывается удовлетворительной, поисковое поведение прекращается и реактивность к другим раковинам исчезает. Таким образом, эта форма поведения, подобно гнездостроительному поведению, продолжается до тех пор, пока не будет подавлена соответствующей ситуацией. Сходные принципы лежат в основе поведения сухопутного рака *Coenobita rugosus*, близкого к ракам-отшельникам [1348].

15.5. АГРЕССИЯ

Горячность, с которой протекают дискуссии об агрессивном поведении, по крайней мере отчасти объясняется трудностями, связанными с определением этого понятия. К проявлениям агрессии, как ее принято понимать в психиатрии и социологии, часто относят не только драки, но и разнообразные формы поведения, которые можно объединить под рубрикой «самоутверждение и соперничество». В науке о поведении животных этот термин используют в более узком смысле. По причинам, о которых будет сказано в свое время, агрессивность с трудом поддается точному определению, однако обычно, употребляя этот термин, имеют в виду адресованное к другой особи поведение, которое может привести к нанесению повреждений и часто связано с установлением определенного иерархического статуса, установлением превосходства, получением доступа к определенному объекту или права на какую-то территорию (см. также [697, 1303]). Трудности же определения обусловлены следующими причинами.

Во-первых, нанесение повреждений другой особи обычно сопряжено с риском пострадать самому, и нападение на соперника часто сопровождается самозащитой. Фактически, как это будет показано в следующей главе, довольно часто тенденция к нападению одновременно связана с тенденцией к бегству, и во многих позах угрозы отражаются обе тенденции. Более того, позы угрозы, за которыми может последовать нападение на соперника, встречаются вперемежку с позами подчинения. Таким образом, нападение, угроза, подчинение, бегство образуют сложный комплекс, который часто называют «агонистическим поведением» [2171]. Выделить из этого комплекса агрессивное поведение как таковое достаточно трудно.

Во-вторых, многие разновидности агрессивных взаимодействий заключаются только в угрозах и связанном с ними поведении, настоящее же нанесение физических повреждений встречается редко.

В-третьих, не всегда легко определить, чем вызвана драка (этот вопрос мы обсудим несколько ниже). Наконец, в большинстве случаев поведение, приводящее к установлению иерархического статуса или первенства, протекает без нанесения повреждений (примером может служить пение птиц); такое поведение, как правило, не относят к агрессивному.

Обычно имеет смысл отличать внутривидовые столкновения от межвидовых конфликтов, возникающих в ситуации «хищник — жертва». Эти формы поведения всегда вызываются различными внешними разражителями, зависят от разных внутренних состояний, состоят из различным образом организованных комплексов движений и, вероятно, определяются разными нервными механизмами [1201]. Агрессивное поведение по определению в норме должно быть направлено на другую особь, и его обычно вызывают свойственные этой особи раздражители, которые могут быть зрительными [2388], слуховыми [2374] или обонятельными [1610, 2038]. Таким образом, агрессия возникает в первую очередь вследствие близости другой особи; о некоторых исследованиях, посвященных анализу действующих при этом раздражителей, говорилось в гл. 4. Многочисленные дискуссии порождает вопрос о роли других факторов, внешних или внутренних, вызывающих агрессию. В данном случае трудности возникают отчасти из-за чрезмерного стремления к обобщениям; совершенно очевидно, что агрессия может возникать различными путями в ответ на самые разные ситуации, и попытки свести причины агрессии к какому-то одному фактору неизбежно терпят неудачу. Некоторые исследователи, говоря о факторах, вызывающих агрессию, подчеркивали важное значение, помимо близости другой особи, также других внешних факторов. Так, агрессивное поведение часто возникает в ситуациях, которые вызывают «фрустрацию». Мак-Дугалл [1591], например, предположил, что агрессия может возникнуть в результате конфликта между различными другими видами активности. Эта точка зрения, детально разработанная Доллардом и др. ([596], см. также [1742]), нашла широкое применение, особенно в отношении поведения человека. Приложимость этого же принципа к поведению животных, по крайней мере в лабораторных условиях, иллюстрируется опытом, в котором голубей обучали клевать кнопку в условиях чередования периодов пищевого подкрепления и угашения. В начале периодов угашения у подопытного голубя отмечалось стремление нападать на голубя-«мишень», находившегося поблизости, или даже на чучело. Это происходило и с теми голубями, которых до опыта 9 месяцев содержали в изоляции, исключавшей возможность физического контакта с другими голубями. Продолжительность атак возрастала при увеличении числа предшествующих подкреплений и снижалась, если голубя до опыта кормили; продолжительность атак уменьшалась пропорционально времени, прошедшему с момента последнего подкрепления (рис. 121, 122). Экспериментаторы [91] рассматривают «переход от пищевого подкрепления реакции к ее угашению как неприятное для животного событие, вызывающее агрессию». Крысы и саймири при угашении реакции также проявляют признаки усиления агрессии, причем такие эффекты, как возрастание частоты подкреплявшихся прежде реакций, вызванное угашением, и усиление агрессивного поведения развиваются параллельно [91, 514, 1199, 2362]. Коул и Шефер [451] сооб-

щают о несомненно сходном явлении у кошек. Агрессивность, вызванную лишением наркотиков, например морфия [301], также, по-видимому, можно рассматривать как реакцию, связанную с фрустрацией. Об агрессии в ответ на фрустрацию у других животных известно немного, однако имеются данные о том, что агрессивность при попарных стычках у домашних кур выражена сильнее, когда птицы голодны, а пища лежит на виду, но недосягаема (накрыта плексигласом), чем в любой из следующих четырех ситуаций: 1) птицы

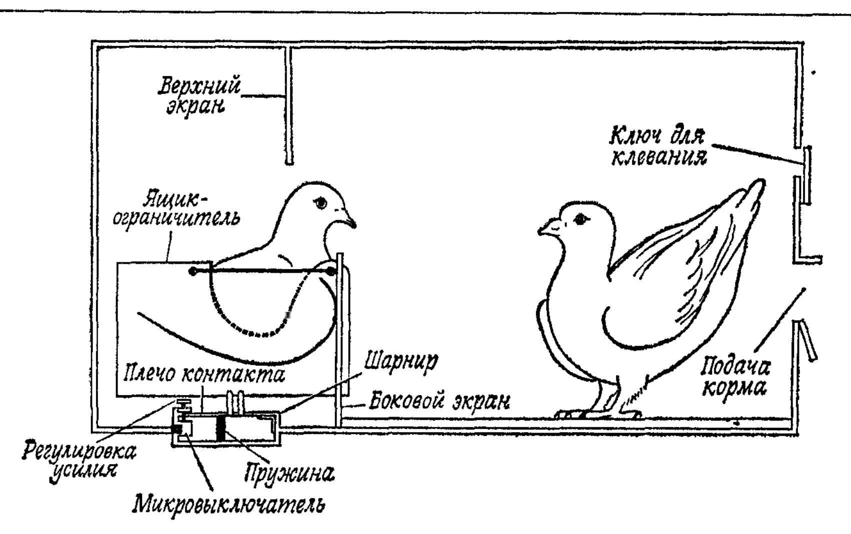


Рис. 121. Схема установки для измерения агрессии, вызванной угашением у голубей.

Экраны препятствуют подопытному голубю напасть на голубя-«мишень».

не голодны, корм доступен; 2) птицы не голодны, корма нет; 3) птицы голодны, корма нет; 4) птицы голодны, корм доступен [618].

Систематические полевые наблюдения за агрессией, вызванной фрустрацией, очень немногочисленны, однако ван Лавик-Гудолл [1472] сообщает, что у шимпанзе начинает проявляться агрессивность, когда кончаются заготовленные для них запасы бананов. Она также неоднократно видела, как одна из обезьян угрожала другой, когда та переставала чистить ей шерсть. Часто животные, загнанные в угол, вступают в драку, что следует рассматривать как результат фрустрации, обусловленной невозможностью отступления.

Было также показано, что драку между крысами можно вызывать отрицательным раздражением, например раздражением электрическим током. Если двух крыс посадить на металлическую решетку, то при включении тока у одной из них или у обеих наблюдается

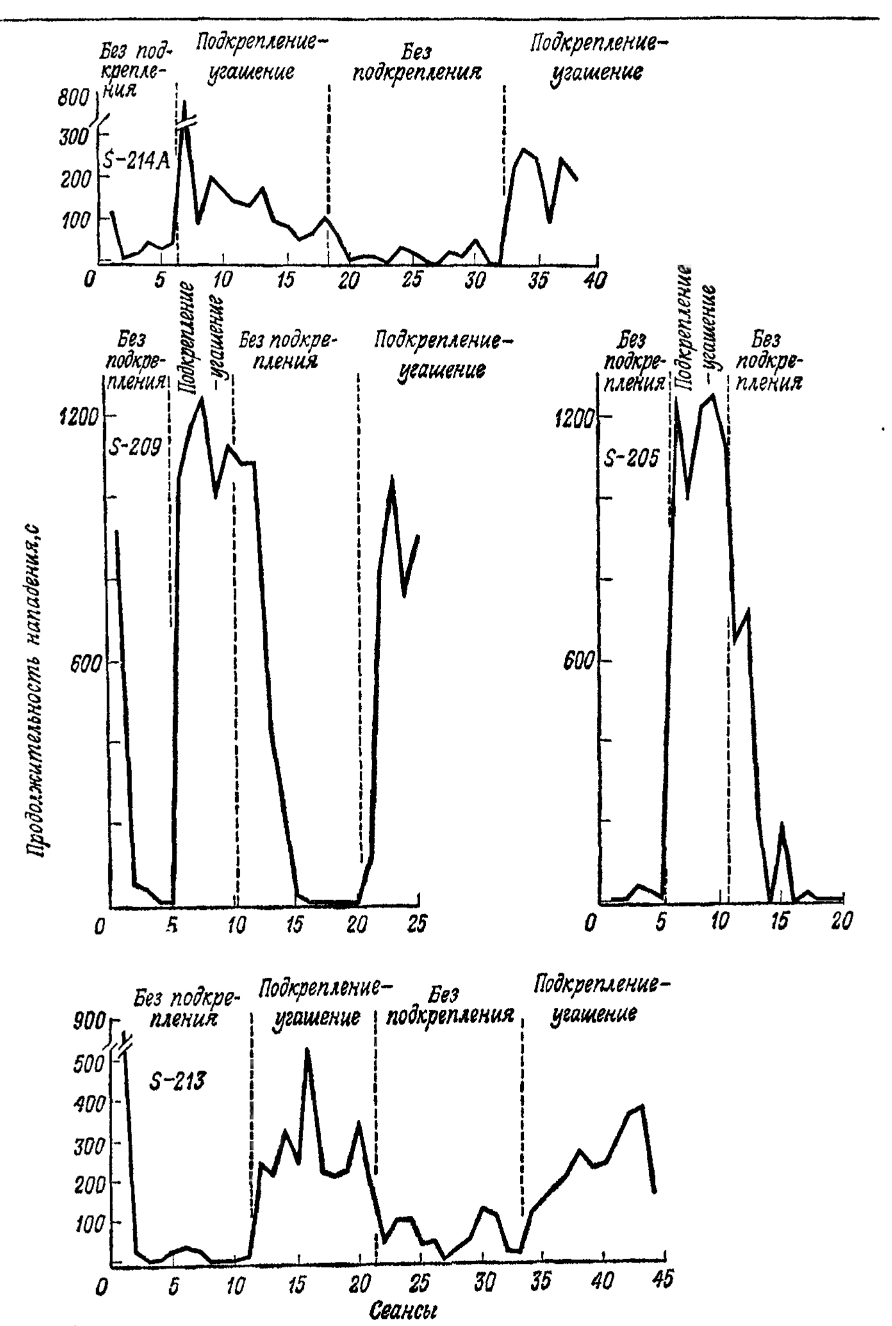


Рис. 122. Данные по 4 голубям, полученные на установке, показанной на рис. 121 [91].

Опыт состоит в чередовании пищевого подкрепления с угашением в течение одного сеанса и отсутствием подкрепления. Агрессивное поведение ослабевает в зависимости от времени, прошедшего с последнего подкрепления.

стремление нападать на партнера [93, 2441, 2443]. Агрессия, вызванная электрическим раздражением, уменьшается в результате кастрации и зависит от предшествующего опыта общения с особями своего вида [1203]; в этом отношении она напоминает агрессию в естественных условиях. Сходные данные получены для саймири (рис. 123; [89, 94, 1200]). Саймири можно обучить дергать за цепочку, после

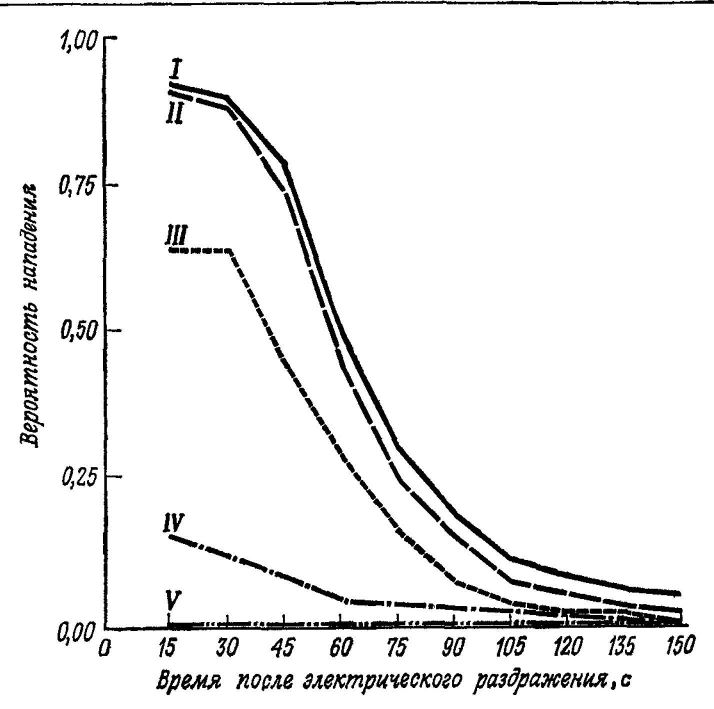


Рис. 123. Вероятность нападения саймири на неодушевленный предмет (мяч) в зависимости от силы электрического раздражения, наносимого через электроды, укрепленные на хвосте [93].

I — 400 В; *II* — 200 В; *III* — 100 В; *IV* — 50 В; *V* — *раздражения нет.*

чего появляется неодушевленный предмет, на который можно напасть. В отсутствие раздражения обезьяны редко дергают за цепочку, но как только начинается электрическое раздражение, частота этой реакции резко возрастает [92]. Шимпанзе иногда становятся агрессивными, испытав страх. Например, ван Лавик-Гудолл (личное сообщение) заметила, что дикие шимпанзе сначала пугались сородича, частично парализованного в результате полиомиелита, а затем нападали на него. Она описала одного взрослого самца, у которого отмечалась повышенная агрессивность, когда у него была повреждена нога.

Большинство случаев агрессии, отмеченных в естественных условиях, по-видимому, объясняется не непосредственно предшествующей фрустрацией или болезненным ощущением, а является прямой реакцией на близость другого животного, когда оно приближается либо к первому (например, при поддержании «индивидуальной дистанции» и «системы доминирования»), либо к важным для первого животного объектам — к гнезду, индивидуальной территории и т. д. В каждом случае присутствие соперника может вызвать как избегание и бегство, так и агрессию (см. выше, а также гл. 16). Прежде чем продолжить разбор подобных случаев, рассмотрим их связь с драками, наступление которых ускоряется непосредственно предшествующим отрицательным раздражением или фрустрацией.

Отрицательные раздражители, порождающие драки, могут вызывать также бегство и избегание (см., например, [2441]); здесь сходство с агрессией, вызванной близостью другого животного, очевидно. Различие между последней и агрессией, вызванной фрустрацией, также не настолько велико, как это может показаться. Первоначальную гипотезу о фрустрации как причине агрессии уточнил Миллер, который предположил, что фрустрация порождает многочисленные реакции, а агрессия является одной из них. Фрустрация, таким образом, рассматривается просто как возрастание готовности к агрессии, тогда как само возникновение агрессии зависит от других факторов — внешних раздражителей, тормозных влияний и т. д., причем, как и в случае агрессии, вызванной близостью сородича, атака направлена на другую особь. Следует отметить, что определение факторов, вызывающих фрустрацию, может быть достаточно гибким (см., в частности, [228]); так, нетрудно приспособить это определение, скажем, для ситуации, когда на территорию самца большой синицы вторгается другой самец. Если одновременное возникновение тенденций к несовместимым реакциям также рассматривать как источник фрустрации, то это еще больше расширит определение этого понятия [358]. Таким образом, агрессия, которой непосредственно предшествует неприятное событие или событие, связанное с фрустрацией, не так уж сильно отличается от агрессии, вызванной близостью другой особи.

Возвращаясь теперь к этому последнему виду агрессии, можно рассмотреть, насколько агрессивное поведение зависит от внутреннего состояния животного. О существовании такой зависимости с несомненностью свидетельствуют драки воробьиных птиц (например, зяблика, *Fringilla coelebs*, обыкновенной овсянки, *Emberiza citrinella*, большой синицы, *Parus major)*. У них наблюдаются внутривидовые стычки в зимних стаях, которые часто возникают вблизи пищи, причем нападение совершается на сородичей, находящихся на расстоянии нескольких сантиметров или около метра. Такие зимние драки отличаются, по крайней мере по интенсивности, от драк, которые можно наблюдать в сезон размножения, когда происходит выбор и охрана территорий; при этом драка не связана с пи-

щей, агрессию вызывает любой самец того же вида, замеченный на участке площадью от 0,5 до 1 га. Моторика агрессивного поведения в обоих случаях одинакова, за тем лишь исключением, что некоторые позы угрозы могут чаще встречаться в стычках из-за территории, чем в зимних драках.

У большинства видов территориальные конфликты происходят только весной, когда половые железы активны и выделяют половые гормоны. Природа и интенсивность этих конфликтов зависят от стадии брачного цикла (см., например, [2475]— данные по горлицам). Однако сражения из-за территории зависят не только от уровня гормонов. В холодную погоду или в самом начале сезона размножения у птиц отмечаются колебания в течение нескольких минут между стайным и территориальным поведением: некоторое время самец может спокойно кормиться на своей территории в компании десятка сородичей, не обращая на них никакого внимания, но в следующее мгновение он взлетит на ветку и начнет нападать на любую птицу в радиусе нескольких десятков метров. Маловероятно, чтобы такой переход был связан с гормональными изменениями; поэтому следует предположить, что в данном случае речь может идти о каких-то кратковременных центральных состояниях, независимых от более стойких гормональных состояний. У некоторых видов такие состояния возникают в связи с конкретным случаем проявления агрессивного поведения, но сохраняются и после его прекращения (см., например, [1436] — данные о мышах). Сходные состояния можно вызвать раздражением центральной нервной системы как у птиц [354, 1120], так и у млекопитающих (см., например, [530, 531], а также разд. 12.1).

Таким образом, хотя различия между зимними стычками и сражениями из-за территории у воробьиных птиц явно коррелируют с различиями внутреннего состояния, связь между внутренним состоянием и интенсивностью агрессивного поведения далеко не очевидна. Полевые наблюдения над разными видами птиц показали, что драки в стаях происходят чаще, когда холодно и мало пищи, конечно, если условия не слишком суровы (см., например, [1040, 2297]). Это, однако, не обязательно означает, что факторы, вызывающие усиление пищевого побуждения (например, длительное лишение пищи), также, как утверждалось [1040], влияют на порог агрессивного поведения. Исследуя поведение зябликов в неволе, Марлер [1650] выявил «50%-ную дистанцию», т. е. такое расстояние между двумя особями, при котором вероятности того, что они будут терпеть друг друга или нападать, равны. Это расстояние оказалось равным 7 см для самок и около 25 см для самцов. Случаи агрессии наблюдались, когда самцы, не получавшие корма от 45 до 180 мин, одновременно кормились, сидя на жердочках, разделенных расстоянием в 20 см. Длительность времени лишения пищи не влияла на относительное число столкновений, ведущих к дракам, но увеличивала готовность подчиненных особей приближаться к доминирующим,

находящимся около корма, и, следовательно, увеличивала частоту нарушения «дистанции терпимости». Сходные результаты получил Эндрю [50] при исследовании содержавшихся в неволе обыкновенных овсянок; он предположил, что число стычек в период лишения пищи возрастает вследствие усиления двигательной активности, а следовательно, и частоты столкновений у локальных источников пищи (см. также [286]).

Во время драк за гнездовой участок агрессивность у этих видов вызывается не просто близостью другой птицы, но ее присутствием в пределах определенного участка. Владелец территории, патрулируя ее, перелетает с дерева на дерево, и в это время он особенно чувствителен к раздражителям, указывающим на вторжение чужака. Соперников, находящихся совсем близко, но за пределами его территории, он игнорирует, однако летит на большее расстояние, чтобы изгнать нарушителя границы. Незнакомый самец может быть атакован уже на самой границе, тогда как к знакомому соседу проявляется некоторая терпимость. Но и сосед может подвергнуться нападению, если появится на границе, удаленной от его собственной территории [681]. Только на ранних стадиях разграничения территорий агрессивность не связана с определенным участком. Часто вероятность или интенсивность нападения на соперника убывает с увеличением расстояния от какого-нибудь важного объекта, например места, где расположено гнездо [889], хотя, например, у обыкновенных чаек, гнездящихся колониями, близость соперника к владельцу территории важнее, чем расстояние до центра территории [1903]. Сходные наблюдения были сделаны над территориальными видами рыб [84, 1221].

На основании своих наблюдений Марлер (см., например, [1651]) и Эндрю [50] подчеркнули, что для вызывания агрессии внешние раздражители играют более важную роль, чем внутреннее состояние. Влияние внутреннего состояния сказывается не на вероятности возникновения агрессивного поведения при столкновениях, а на вероятности или продолжительности самих стычек. Однако если даже состояние голода не изменяет порога агрессии, то фактом является следующее: при стайном поведении птица нападает на сородича только тогда, когда он приближается к ней на расстояние до нескольких сантиметров, тогда как при территориальном поведении птица нападает на других птиц всякий раз, как они окажутся в пределах определенного участка. Внутренние состояния, ведущие, с одной стороны, к стайному, а с другой —к территориальному поведению, несомненно, должны играть здесь определенную роль. Она может заключаться в увеличении значимости объекта, из-за которого происходит драка. В стаях причиной агрессии является просто близость других особей, тогда как при территориальном поведении имеет значение не взаимное положение соперников, а положение соперника относительно какого-нибудь важного объекта — места пения, гнезда и т. д. С этой точки зрения внутреннее состояние можно

рассматривать как фактор, определяющий ситуацию, достичь которую можно путем драки. Эти ситуации можно описать так: «Ни одной птицы в полуметре от меня» или «ни одной птицы рядом с моими деревьями». Внутреннее состояние влияет на избирательность восприятия раздражителей, а не на интенсивность поведения [1049].

Большинство этих данных получено на птицах из отряда воробьиных, поэтому делать какие-либо обобщения пока еще рано. Имеются данные, указывающие, что у других птиц лишение пищи может более непосредственно влиять на агрессивное поведение. У голубей агрессивность может зависеть от пищевого подкрепления; продолжительность и частота стычек оказываются у них различными в зависимости от режима подкрепления [90]. Вероятно, степень такого агрессивного поведения могла бы изменяться под влиянием лишения пищи. У некоторых рыб (см., например, [19]) и раков-отшельников (*Calcinus tibicen*, [964]) при длительном лишении пищи число драк увеличивается, причем в первом случае наблюдается и обратное, т. е. стимулы, обычно вызывающие драку, способствуют также пищевому поведению. Однако Маррону [1662] не удалось обнаружить влияния голодания на драки (из-за территории) у сиамских бойцовых рыбок, а Лестер и Чизес [1492] отметили, что лишение пищи в продолжение 24 ч уменьшает вероятность победы при попарных столкновениях у крыс. Разумеется, нельзя ожидать, чтобы голод одинаково влиял на агрессивное поведение у всех птиц. Даже попытки обобщения данных по одному виду требуют тщательного предварительного анализа. Например, у молодых банкивских петухов голод увеличивает число клевков во время драк, не влияя, однако, на частоту самих драк [1411].

Не вызывает сомнений, что раздражители, исходящие от других представителей своего вида, могут влиять на агрессивность. Готовность цихлидовых рыб нападать на других (более молодых) особей, оцениваемая числом нападений в 1 мин, возрастает, если за стеклом поместить другого самца или его модель [982]. Агрессивное поведение у самцов мышей может уменьшаться в присутствии самки [1498], тогда как у самцов крыс оно, по-видимому, усиливается [145]; впрочем, несомненно, что различия в данном случае отчасти объясняются условиями опыта. Самцы амадины *Taeniopygia guttata* ведут себя более агрессивно, если в соседней клетке сидит другая особь, особенно уже знакомая [420].

Теперь мы можем более подробно рассмотреть развитие агрессивного поведения. Когда птицы нападают на чучело, их агрессивное поведение усиливается и ослабевает за несколько минут. Таким образом, в этом случае последствия самой реакции могут оказывать ослабляющее (и, возможно, усиливающее) действие. Поскольку реакция на модель через некоторое время ослабевает, эти ослабляющие влияния имеют, по-видимому, кумулятивный характер. Однако стычки с настоящим соперником могут продолжаться очень долго; возможно, здесь усиливающие влияния преодолевают эффекты ос-

лабляющие. В этом случае агрессия может прекратиться, когда соперник принимает позу подчинения (см. разд. 28.1) или когда он исчезает из поля зрения. В последнем случае прекращение агрессивного поведения вызвано не достижением определенной ситуации, как при пищевом, половом или гнездостроительном поведении, а удалением вызывающего реакцию раздражителя (сходство с реакцией бегства, см. ниже).

Рассмотрим теперь вопрос о степени «спонтанности» драк. Возникают ли они из-за того, что одна особь случайно оказывается близко к другой в тот момент, когда последняя находится в соответствующем состоянии, или животные сами активно ищут ситуацию, приводящую к драке? Некоторые авторы (см., например, [1651, 2170]) считают, что агрессия определяется исключительно внешними факторами, тогда как другие (см., например, [1573]) рассматривают ее как «спонтанную» активность, неизбежно ищущую пути выражения. Это, очевидно, очень важная проблема. Следует отметить, что до сих пор в дискуссиях на эту тему часто смешивают вопросы, не обязательно связанные между собой. Ниже мы их рассмотрим более детально.

Зависит ли изменение агрессивного поведения только от внешних факторов?

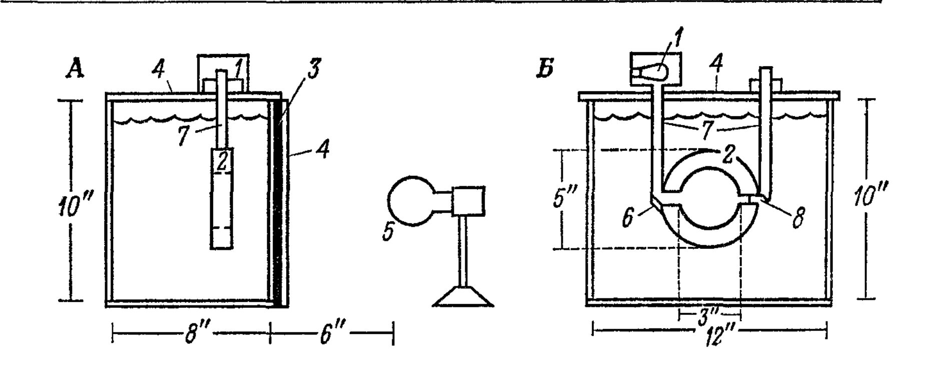
Несомненно, ответ будет отрицательным; мы уже рассмотрели ряд случаев, когда агрессивное поведение изменялось в зависимости от уровня гормонов или стадии брачного поведения, а также от других кратковременных колебаний внутреннего состояния.

Стремятся ли животные активно к драке?

На этот вопрос можно было бы ответить утвердительно, если бы у животных возникало поисковое поведение, во время которого они посещали места, где вероятна встреча с соперником, и при этом порог реактивности на соперника у них понижался бы. По-видимому, именно так и обстоит дело с территориальными видами птиц, которые патрулируют свой участок, возможно в поисках соперника, и посещают места предыдущих столкновений. Марлер (см., например, [1651, 1658]) считает, однако, что функции такого патрулирования имеют более общий характер, а поиски возможности подраться рассматриваются всего лишь как следствие «остаточного возбуждения после относительно недавнего столкновения». Хотя Марлер приводит несколько примеров, когда животные в системе с неустойчивой иерархией ведут себя так, словно ищут драк, в целом данные о том, что животные будто бы активно ищут драк, он считает неубедительными.

Впрочем, известно, что возможность агрессивного поведения может служить подкреплением. Томпсон [813, 1103, 2358, 2359, 2360]

показал, что у домашних петухов и сиамских бойцовых рыбок (*Betta splendens*) можно выработать инструментальную реакцию, приводящую к появлению раздражителя, характерного для самца-соперника (рис. 124 и 125). Чем эффективнее раздражитель вызывает драку, тем большей оказывается и эффективность его в качестве подкрепления; обусловлен ли этот эффект подкрепления самим раздражителем или вызываемым им поведением, определить трудно. Томпсон



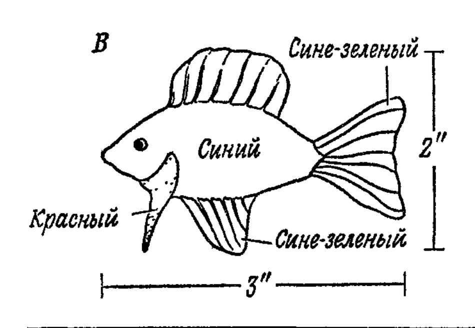


Рис. 124. Установка для изучения подкрепляющего значения зрительных раздражителей для агрессивного поведения *Betta splendens* [2358].

А. Вид установки сбоку, видны кольцо (*2*), на которое реагирует рыба, одностороннее зеркало (*3*) и 75-ваттная лампа (*5*). Зеркало отражает, только когда выключена лампа.
Б. Вид установки спереди, без переднего зеркала. Реакции регистрируются пучками света, отражаемого внутренним зеркальцем (*6*) на фотоэлемент (*8*). (*1*—6-ваттная лампа; *4*—полупрозрачный экран, *7*—трубка из полупрозрачного материала диаметром 1/2″ *В*. Модель самца. ″—дюймы.

[2360] обнаружил также, что подкреплением служат как раздражители, вызывающие агрессию, так и световой сигнал, сопровождавший ранее их предъявление. Подобные наблюдения сделаны не только на низших позвоночных; Бич (личное сообщение) показал, что у самцов мышей линии С-57 можно выработать инструментальную реакцию, если подкреплением служит возможность напасть на другую мышь. Упомянутое выше посещение патрулирующим владельцем территории мест недавних стычек с соперниками, по-видимому, также следует отнести к этой же категории явлений. Томпсон и Штурм [2360, 2363] обнаружили, что одновременное предъявление бойцовой рыбке индифферентного раздражителя и раздражителя, вызывающего угрожающее поведение, приводит к тому, что первый тоже начинает

вызывать демонстрацию угрозы[1]; пониженный порог агрессии у владельца территории в местах, где раньше происходили драки, может возникать именно таким образом.

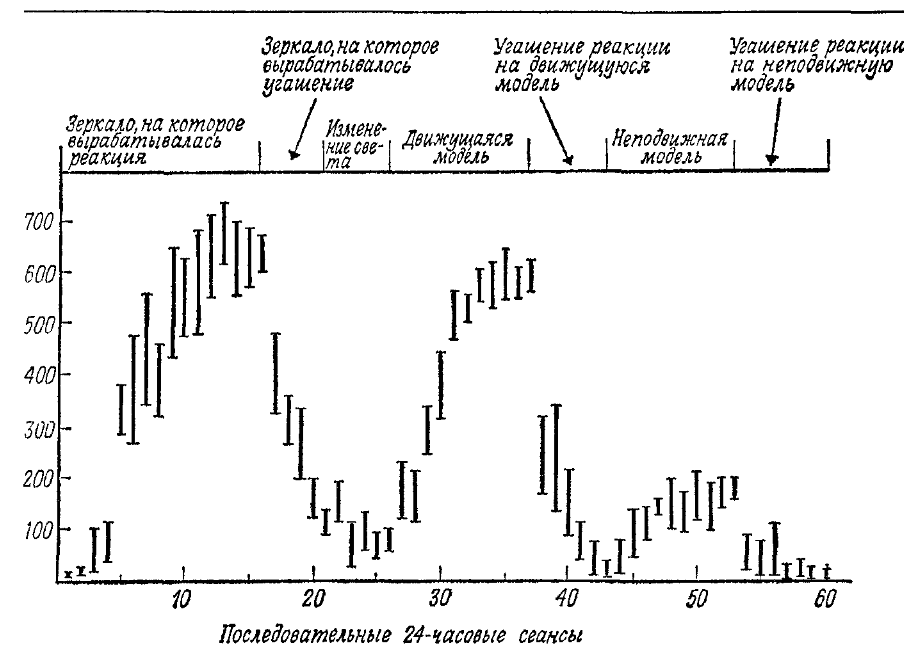


Рис. 125. Реакции четырех рыб за 24-часовой сеанс, изученные на установке, приведенной на рис. 124.

Реакцию на зеркало сначала вырабатывали, а затем угашали. За этим следовал контрольный период, когда изменение света связывалось с предъявлением зеркала. Затем вырабатывали и угашали реакцию на движущуюся, а после этого — на неподвижную модель.

Подобные исследования четко показали, что в лабораторных условиях самые разные животные могут активно искать повода для агрессии; эти данные свидетельствуют в пользу многочисленных полевых наблюдений, показывающих, что аналогичное явление имеет место и в природе.

Спонтанно ли агрессивное поведение?

Спонтанными обычно называют изменения на выходе системы, для которых неизвестны соответствующие изменения на входе (гл. 14).

[1] Интересно, что условные рефлексы на основе каждого из четырех элементов демонстрации вырабатываются не одновременно, причем относительная скорость выработки этих рефлексов у разных особей примерно одинакова. Отсюда можно сделать вывод, что эти элементы не зависят друг от друга.

Если, например, две рыбы, находящиеся вместе, время от времени вступают в драку, то эти драки можно назвать спонтанными; в самом деле, на каждую рыбу непрерывно действуют раздражения, исходящие от другой рыбы, но реагируют они лишь время от времени. Поскольку аналогичные изменения агрессивного поведения происходят и по отношению к модели, их нельзя объяснить изменениями внешних условий. Было высказано предположение, что эти изменения вызваны кратковременным ослаблением реактивности, наступающим вслед за реакцией на раздражитель, и последующим ее «спонтанным» восстановлением. При таком определении «спонтанная» агрессивность, конечно, существует, но в этом случае проблема не представляет интереса.

Возрастает ли тенденция к агрессивному поведению при увеличении времени с момента последней стычки?

Важно точно описать, как изменяются интересующие нас процессы во времени. С одной стороны, во многих исследованиях показано, что животные, выращенные в изоляции, часто бывают исключительно агрессивны (гл. 22); однако в таком случае агрессивность должна быть чуть ли не постоянной характеристикой особи, и тогда проблема относится к вопросам развития, т. е. фактически не связана с предметом нашего обсуждения. С другой стороны, общеизвестно, что временная изоляция, длящаяся от нескольких минут до нескольких часов, может привести к снижению порога агрессивности. Например, сиамские бойцовые рыбки, довольно мирно живущие в общем аквариуме, начинают угрожать друг другу, если их до опыта содержать изолированно (Симпсон, личное сообщение). Развитие таких изменений поведения во времени детально не исследовалось, и, по-видимому, не доказано, что порог агрессии продолжает уменьшаться до тех пор, пока она не станет спонтанной. В другом эксперименте у сиамской бойцовой рыбки, привыкшей за 10 дней к своему отражению в зеркале, было обнаружено медленное и частичное восстановление агрессивности в течение 2 дней [444]; однако длительность первоначального предъявления была слишком большой, чтобы на основе этих данных можно было сделать какие-либо обобщения. Исходя из общих представлений, можно сказать, что агрессивные столкновения, вероятно, оказывают на последующее агрессивное поведение как положительные, так и отрицательные влияния, которые угасают с разной скоростью (гл. 13). Какие именно из этих последствий преобладают, зависит от продолжительности, характера и исхода первоначальной стычки: если непосредственным ее результатом оказывается увеличение агрессивности, то со временем она ослабевает; если же агрессивность уменьшается, то со временем она может восстановиться.

Неизбежно ли агрессивность находит свое выражение?

В соответствии с гидравлической моделью мотивации Лоренц [1573] подчеркнул значение для агрессии внутреннего побуждения, которое неизбежно находит себе выражение. Однако приведенные им доказательства относятся не к настоящему вопросу, а к упомянутым выше. Он, например, описывает ряд случаев, когда животное в отсутствие естественного раздражителя (особь своего вида) агрессивно реагировало на субоптимальный раздражитель (например, на особь чужого вида), но эта ситуация скорее имеет отношение к вопросам 1 и 3, а положительный ответ на эти вопросы не обязательно предполагает положительный ответ на данный вопрос. Лоренц привел также данные, относящиеся к вопросу 4, но в действительности все они связаны не с агрессией, а с другими формами поведения. Это ничего не доказывает — ведь даже если порог пищевого или полового поведения обычно уменьшается с увеличением времени соответствующей депривации, то агрессивное поведение может подчиняться совсем другим закономерностям. Положительный ответ на вопросы с 1 по 4 лишь в том случае предполагает положительный ответ на вопрос 5, если действительно существует агрессивное побуждение, которое со временем накапливается и как бы «питает энергией» агрессивное поведение. Слабости такой энергетической модели мотивации обсуждались ранее (гл. 8); если мы не принимаем допущений, которых требует такая модель, то вовсе не очевидно, что агрессивное поведение неизбежно должно найти свое выражение. Пусть даже известно, что вероятность агрессивного поведения со временем возрастает, все-таки, прежде чем положительно ответить на поставленный вопрос, следует сначала показать, что это возрастание продолжается до тех пор, пока животное не начнет нападать на обычно совершенно неадекватные объекты. То, что иногда в отсутствие обычных адекватных объектов нападению подвергаются субоптимальные объекты, само по себе еще не доказательство. Это явление может быть следствием спонтанных флуктуаций тенденции к агрессии, которые не наблюдались бы, если бы порог был около нуля.

Эта проблема приобретает особое значение, когда мы ставим своей целью контроль агрессивного поведения. Если агрессия есть продукт побуждения, которое неизбежно найдет себе выход, то единственная возможность состоит в том, чтобы направить проявления агрессии в безопасное русло. Если же агрессия вызывается каким-то другим механизмом, то следовало бы сосредоточить внимание на онтогенезе и на поисках внешних условий, которые сводили бы к минимуму тенденцию к агрессии.

Когда речь идет об основах агрессии, трудно сформулировать обобщения, которые являли бы собой нечто большее, нежели общее место. Ясно, однако, что контроль агрессивного поведения во многих отношениях отличается, скажем, от контроля пищевого поведения, и поэтому обобщения, касающиеся механизма контроля, сделанные

на основе данных об одном типе поведения, лишь с большими оговорками можно распространять на другой.

Наконец, следует остановиться на вопросе доминирования у животных. Во многих сообществах исход агрессивных взаимодействий предсказуем. Некоторые особи занимают прочное доминирующее положение, тогда как другие столь же стабильно занимают подчиненное положение. Результатом таких отношений является «иерархия», структура которой может либо иметь вид последовательной цепи от животного альфа к животному омега, либо строиться по принципу треугольника, когда A доминирует над B, B над C, а C в свою очередь над A. Возможны и другие варианты иерархической структуры — например, когда имеется одно доминирующее животное, у всех же остальных животных агрессивность подавлена. Иерархия впервые исследовалась у цыплят домашних кур [2119]; в дальнейшем сходные типы организации были обнаружены у самых разных животных (см. например, [21]). Важно понять, что доминирование в одной ситуации не обязательно предполагает доминирование в других и что не существует однозначной зависимости между доминированием и лидерством в группе. В каждом частном случае приходится экспериментально выяснять, как именно обстоит дело (см., например, [1472, 2452]). Кроме того, хотя сам термин «иерархия доминирования» подразумевает организацию, навязанную сверху, на самом деле это не обязательно так. Исследуя поведение павианов в неволе, Рауэлл [2068] обратила внимание на то, что установившаяся иерархия поддерживается животными не высокого, а низкого ранга. Она подчеркивает, что подчинение — это не просто отсутствие доминирования: «...подчиненное животное... тщательно соблюдает и поддерживает иерархические отношения, тогда как о доминирующем можно было бы сказать, что в групповых взаимоотношениях оно поступает «бездумно». Хотя доминирование и подчинение, несомненно, зависят от взаимодействия особей, Рауэлл справедливо сместила акцент, который обычно делают на инициативе доминирующего животного.

15.6. РЕАКЦИИ СТРАХА

В этом разделе мы объединили различные формы поведения, в том числе и такие, которые приводят к избеганию раздражителя или отступлению от него (например, перемещение от раздражителя и реакции самозащиты), а также реакции неподвижности, такие, как замирание и затаивание. Объединение в одну группу столь различных реакций, как иммобилизация (животное сохраняет полную неподвижность) и отступление, в значительной мере основано на сходстве вызывающих их ситуаций. Однако сравнительно недавно Хоген [1101, 1102] выдвинул предположение, что эти реакции, во всяком случае у молодых животных, следовало бы рассматривать как самостоятельные тормозящие друг друга системы поведения. Согласно общеприня-

той точке зрения, раздражители, вызывающие эти две реакции, различаются только по интенсивности; Хоген указал, что здесь имеется слишком много исключений, и высказал предположение, что страх (неподвижность) и отступление вызываются на самом деле различными аспектами внешнего раздражения. Отступление происходит в ответ на очень интенсивные раздражители или на определенные ситуации, реакция на которые может зависеть, а может и не зависеть от обучения. Реакцию же страха вызывают необычные, новые или неожиданные раздражители, и связана она с фиксацией источника раздражения. Страх, согласно Хогену, сопровождается ориентировочной реакцией, нарастающим подавлением двигательной активности и сном; у цыплят, которых он исследовал, страх также сопровождается пронзительным писком (см. также [807, 1736] и другие цитированные источники).

В пользу точки зрения Хогена говорят экспериментальные данные о реакциях цыплят на мучных червей; кроме того, его концепция, несомненно, способствует более четкому анализу реакций, которым прежде не уделялось достаточного внимания. Однако он указывает, что реакции иммобилизации и отступления, вероятно, не зависят друг от друга только у молодых животных; Хоген высказывает предположение, не вдаваясь в подробности, что по мере приобретения опыта контроль реакции отступления частично переходит к факторам, прежде контролировавшим реакцию страха. В дальнейшем термин «отступление» будет использоваться в том смысле, какой придает ему Хоген; поведение, связанное с подавлением активности («страх» по Хогену), будет относиться к реакциям неподвижности, а термин «страх» будет сохранен в своем первоначальном широком значении для целой группы реакций; так, по-видимому, мы сведем до минимума противоречие с общепринятой терминологией. Как будет показано, причины реакций страха связаны с причинами, вызывающими ориентировочную реакцию (гл. 6), агрессию (см. выше) и исследовательское поведение (см. ниже). В дальнейшем мы обсудим их роль в многочисленных амбивалентных поведенческих реакциях, таких, как демонстрации ухаживания и угрозы (гл. 16 и 17).

Как отмечалось выше, реакция страха может возникать в различных ситуациях. Некоторые раздражители наиболее эффективно вызывают у большинства видов реакцию избегания, причем с первого же раза; к таким раздражителям относятся, например, характерные признаки хищника или сигнал тревоги, издаваемый сородичем. Кроме того, большинство животных реагируют на ряд общих для разных ситуаций сильных раздражителей, которые могут предшествовать опасности, например на стремительно надвигающуюся тень [963, 2115] или практически на любой раздражитель непривычно высокой интенсивности. Реакции страха могут вызываться также незнакомыми предметами и новыми ситуациями [972, 2375]. Правило Хогена, согласно которому последние вызывают реакции неподвижности, а первые — реакции отступления, разумеется, имеет множест-

во исключений в поведении взрослых животных; например, особый сигнал тревоги воробьиных вызывает у птиц реакцию неподвижности, а незнакомые предметы могут вызывать отступление (или приближение; см. ниже).

Итак, реакции страха возникают либо потому, что стимулы, с которыми сталкивается животное, отличаются от привычных, либо потому, что эти раздражители имеют специфические признаки, вызывающие страх, т. е. страх может быть вызван либо несоответствием, либо, напротив, соответствием. Сходные выводы делает Эндрю [57] в своем исследовании, посвященном звуковым сигналам цыплят. Говоря о причинной основе этих сигналов, автор прибегает к понятию «контраста раздражителей». Считается, что раздражители «контрастны», если животное уделяет им заметное внимание. Такое определение имеет очевидные недостатки, но в данном случае интересно, что контраст, по Эндрю, возможен либо вследствие резкого отличия данного раздражителя от знакомых стимулов (несоответствие с «нервной моделью стимула»), либо потому, что данный раздражитель выступает в роли условного раздражителя, сигнализирующего, например, о пище (соответствие с «нервной моделью»). Эндрю показал, что одна и та же реакция (щебетанье) может быть вызвана любой из этих двух ситуаций, т. е. и в случае соответствия, и в случае несоответствия. Другая реакция (писк) вызывается еще более сильным контрастом раздражителей (см. также [61]).

Какая именно из названных выше многочисленных реакций будет вызвана и насколько она будет интенсивна, зависит у особей любого данного вида от природы внешних раздражителей и от различных аспектов внутреннего состояния, в том числе от индивидуального опыта, гормонального состояния и т. д. Важная роль принадлежит также фактору общения с сородичами. Реакция страха у детенышей обезьян уменьшается в присутствии матери или модели матери [930], а у взрослых крыс, особенно у особей, выращенных в группе,— в присутствии сородича [1795]. У животного могут отмечаться различные стадии готовности к бегству, в то время как экстраневральные факторы, по-видимому, не изменяются. Это свидетельствует о существовании достаточно устойчивых центральных нервных состояний, влияющих на реактивность, и согласуется с тем фактом, что реакции страха легко вызвать электрическим раздражением самых разных участков центральной нервной системы (см. разд. 12.1).

Поведение избегания сохраняется до тех пор, пока животному не удастся выйти из сферы действия раздражителя; в этом отношении оно сходно с агрессивным поведением. Однако если продолжительное избегание не приводит к желаемому результату, то наступает привыкание: объект перестает вызывать страх, оборонительное поведение ослабевает и сменяется исследовательской активностью. В ряде работ было показано, что реакция бегства, возникающая в ответ на неожиданное появление незнакомого предмета, при последующем повторном его предъявлении ослабевает гораздо быстрее возни-

кающей одновременно ориентировочной реакции (см. разд. 13.5). Мельзак [1697], анализируя свои опыты, в которых утятам кряквы предъявлялись модели хищных птиц, подчеркивает, что такая организация поведения, когда «эмоциональная растерянность», сопровождающаяся бегством, сменяется неэмоциональной ориентировочной реакцией, имеет прогрессивный характер (см. также [2085, 2086]). Однако различие в скоростях привыкания в случае реакции бегства и ориентировочной реакции (неподвижность) согласуется и с точкой зрения Хогена о существовании в этом случае двух различных систем (см. выше).

15.7. ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Все высшие животные при неожиданном внешнем воздействии обычно поворачиваются в сторону источника раздражения, т. е. у них наблюдается поведение, описанное в гл. 6 как «ориентировочная реакция». Животное приближается к незнакомому предмету и исследует его, используя все возможности своего рецепторного аппарата. Оказавшись в незнакомой обстановке, животное будет ненаправленно передвигаться, обследуя все, что его окружает. Типы поведения, включаемые в широкую категорию исследования или обследования, весьма различны даже у особей одного вида, и едва ли можно дать более точное определение, чем просто описав эти реакции как поведение, которое знакомит животное с его окружением или источником раздражения. Хотя некоторые виды игрового поведения также способствуют ознакомлению с предметом, исследование и игру не следует отождествлять. Если предмет незнаком, то исследовательское поведение может предшествовать игровому и ослабевать по мере ознакомления с ним. Когда у детей исследование переходит в игру, акцент переносится с вопроса: «Что этот объект делает?» на вопрос: «Что можно с этим объектом сделать?» ([1213]; см. ниже).

До сих пор остается открытым вопрос, имеет ли смысл дробить исследовательское поведение на более мелкие категории. По-видимому, все же разумно проводить различие между ориентировочной реакцией, которая связана с неподвижностью, и активным исследованием, при котором животное движется относительно обследуемого объекта или участка. Эти два вида исследовательского поведения, естественно, несовместимы и взаимно подавляют друг друга. И у детей, и у обезьян, и у более низко организованных животных в незнакомой обстановке «пассивное наблюдение» чередуется с «активным исследованием» [234, 1214]. Иногда удобно также проводить различие между «поверхностным» и «глубоким» исследовательским поведением в зависимости от того, имеются ли в наличии соответствующие предметы или признаки или животное должно их отыскать [234]. Наконец, весьма удобно проводить разграничение, беря за основу сенсорные системы, участвующие в исследовательском поведении.

Поскольку интенсивность исследовательского поведения зависит от того, насколько знакома животному данная ситуация, эта интенсивность, по-видимому, должна быть функцией несоответствия между воспринимаемой в данный момент ситуацией и тем представлением о ней, какое создалось у животного на основе прошлого опыта. В экспериментах Дембера [536] крысам предоставлялась возможность исследовать коридор Т-образного лабиринта, но так, что вход в отсеки, окрашенные в белый и черный цвета, был закрыт стеклянными перегородками. После этого крыс удаляли, вставляли отсеки, окрашенные одинаково (только в черный или только в белый цвет), вынимали перегородки и возвращали крыс обратно; в этом случае крысы предпочитали заходить в тот отсек, цвет которого изменился. Как и следовало ожидать, такие признаки ситуации, как сложность и интенсивность, помимо новизны часто усиливают эффективность ситуации в вызывании исследовательского поведения [234].

Как будет показано ниже, реакции страха и исследовательское поведение в значительной степени перекрываются. Некоторые изменения обстановки могут вызывать любой из этих типов поведения, причем оба они включают в себя ориентировочную реакцию. В самом деле, в каждом конкретном случае ориентировочную реакцию можно приписать либо тому, либо другому типу поведения в зависимости от того, что следует за ней. Имеются даже данные, позволяющие предположить, что электрическое раздражение усиливает у крыс тенденцию исследовать в первую очередь раздражители, связанные с ситуацией, в которой они получали раздражение, а не просто повышает общий уровень исследовательской активности [904, 905, 1177]. Холлидей [904] (см. также [1491]) пошел еще дальше, предположив, что крысы исследуют те или иные ситуации потому, что эти ситуации вызывают слабый «страх» (этот термин означает здесь мотивационное состояние, а не категорию поведения). Основные данные, на которые он опирается, получены в опытах, показавших, что крысы значительно дольше исследуют эстакадный лабиринт, чем закрытый, и это коррелирует с более продолжительным страхом, на что указывает число дефекаций. Исходя из предположения, что по прошествии некоторого времени крысы должны были одинаково хорошо ознакомиться как с эстакадным, так и с закрытым лабиринтом, Холлидей утверждает, что исследовательское поведение более тесно коррелирует со страхом, чем с новизной. Однако это утверждение сомнительно по меньшей мере по двум причинам: во-первых, зависимость между страхом и дефекацией весьма непроста (см. разд. 22.2) и, во-вторых, эстакадный лабиринт, по-видимому, более сложен для ознакомления, чем закрытый. Имеются также данные, позволяющие предположить, что страх и исследовательская активность представляют собой независимые типы поведения: факторный анализ данных, полученных в целом ряде тестов на крысах, позволил выделить такой фактор, как «эмоциональность», в большей степени определяющий дефекацию и другие формы поведения, связанные со стра-

хом, а также фактор «исследование открытого поля», противоположный первому [2565]. Кроме того, имеются работы, показавшие, что страх может подавлять исследовательское поведение: у крыс, получавших электрическое раздражение, исследовательское поведение было менее интенсивным, чем у крыс в контроле, не испытавших раздражения (см., например, [146, 1774]).

Некоторые трудности, возникающие при анализе проблемы связи между «страхом» и «исследовательским поведением», обусловлены использованием этих же терминов применительно к гипотетическим «унитарным побуждениям», поскольку подразумевается, что оба типа поведения могут быть только независимыми и оказывать взаимное угнетающее или облегчающее действие. Мы же используем здесь эти термины для обозначения категорий поведения, причем, как мы видели, эти категории частично перекрываются. Некоторые реакции (такие, как ориентировочная) свойственны обоим типам поведения, другие взаимно совместимы (например, зрительное наблюдение и вегетативные проявления страха); некоторые же исключают друг друга. Таким образом, какое именно поведение проявится, зависит отчасти от интенсивности или непривычности вызывающего его раздражителя. Небольшие изменения окружающей среды вызывают исследовательское поведение, значительные — страх. Зяблик и большие синицы держатся на почтительном расстоянии от живой совы или ее чучела, но к объектам, обладающим лишь некоторыми признаками этого хищника, приближаются и исследуют их [1040, 1043, 1649]. Если движется незнакомый предмет, то это может ускорить отступление; если же предмет более или менее знаком животному, то его движение, напротив, увеличивает интерес к нему и вероятность его исследования [1704]. Когда предмет известен, но недостаточно хорошо, животное может проявлять нерешительность, то приближаясь, то удаляясь от него ([972, 977, 1043, 1696, 1705, 1773]). Определенную роль играет также относительная степень знакомства со средой и с объектом. Так, незнакомый предмет в незнакомой ситуации исследуется меньше. Это объясняется отчасти тем, что должны быть исследованы также другие аспекты среды, отчасти тем, что предмет кажется менее незнакомым, поскольку нет знакомого фона, отчасти же тем, что животное в этих условиях чаще всего замирает или обнаруживает реакции страха, а все эти проявления являются антагонистами исследовательского поведения (см., например, [2086]).

Вероятность того, что данная ситуация вызовет реакции страха, а не исследовательское поведение, зависит также от различных аспектов внутреннего состояния. Например, когда детеныша обезьяны, выращенного с «искусственной матерью» (покрытый мехом каркас), помещают в комнату с незнакомыми предметами, он может или замереть на месте с закрытыми глазами, или с криком убежать. Если же в комнате находится «искусственная мать», то обезьянка бросается к ней, прижимается к меху, и ее страх постепенно ослабевает. В этом случае она через некоторое время начнет предпринимать непродол-

жительные вылазки, исследуя обстановку [930]. Очевидно, присутствие матери каким-то образом влияет на внутреннее состояние, так что детеныш колеблется, предпочесть ли ему избегание или исследование. Аналогично ведет себя в подобных ситуациях и ребенок (см., например, [14, 1215]).

Реакцию воробьиных птиц на сову также можно привести в качестве примера, свидетельствующего о роли внутреннего состояния. У больших синиц и зябликов в возрасте нескольких недель порог реакции страха довольно высок. В это время они обычно приближаются к чучелу совы и исследуют его, проявляя лишь слабые признаки страха. Через несколько недель те же птицы уже держатся в нескольких метрах от совы; на этом расстоянии тенденции к приближению и бегству более или менее уравновешены [1043]. Очевидно, с возрастом изменяется внутреннее состояние, хотя неизвестно, каким образом эти изменения зависят от опыта. В данном случае важную роль играют видовые различия и различия между линиями. Так, дикие крысы в отличие от лабораторных меньше исследуют и чаще избегают незнакомых предметов, помещенных к ним в клетку; эти различия коррелируют с бóльшими размерами надпочечников у диких крыс [142, 143].

Даже начав исследовать объект, животное может колебаться между исследовательским поведением и другими формами активности, такими, например, как пищевое поведение или чистка шерсти. Как именно сказывается голод на исследовательском поведении, зависит от степени голода и от условий проведения опыта. Обычно голод уменьшает исследовательскую активность [427], но голодные крысы чаще, чем сытые, покидают привычную обстановку и отправляются на незнакомые соседние участки ([689]; см. также [293] и гл. 11). Однако в последнем случае поведение крыс, по-видимому, объясняется повышенной реактивностью к раздражителям, указывающим на присутствие пищи, а не к незнакомым объектам; поэтому такое поведение следует относить не к исследовательскому, а к поисковому (поиски пищи).

Таким образом, хотя на первый взгляд исследовательское поведение зависит в первую очередь от внешних раздражителей, внутреннее состояние также оказывается важным. Во-первых, эффективность, с которой внешние ситуации вызывают исследовательское поведение, зависит от того, чтó животное на основании своего опыта считает знакомым. Во-вторых, от внутреннего состояния зависит, вызовет ли раздражитель при данной степени несоответствия страх или исследовательское поведение, а также какова будет интенсивность того или другого. В-третьих, с исследовательским поведением могут вступать в конфликт другие типы мотивации (см. [2478]). О значении внутреннего состояния свидетельствует также тот факт, что побуждение к исследованию может быть вызвано электрическим раздражением мозга, причем оно сохраняется некоторое время и после прекращения раздражения [1120].

Возрастает ли тенденция к исследовательскому поведению в результате предшествующей сенсорной депривации или нет, до сих пор не ясно. Чарльзуорс и Томпсон [428], прежде чем предоставить крысам возможность исследовать новую камеру, содержали их в среде разной степени обедненности; однако они не обнаружили различий в латентном периоде захода в камеру или во времени, проведенном в ней. С другой стороны, Хилл [1039] обнаружил, что у крыс, выпущенных из тесных клеток, в течение некоторого времени отмечается повышенная двигательная активность (см. также [2642]). Батлер [387] отметил, что депривация усиливает зрительное исследование у макак-резусов, а Левисон и др. [1510] показали, что молодые макаки-резусы, выращенные в специальном кресле в условиях зрительно обогащенной среды, прикладывали тем больше усилий, чтобы добиться возможности рассматривать цветные слайды, чем дольше их до того содержали под непрозрачным колпаком. Однако Хауд и Рэй [960], применившие другую методику, не обнаружили такого эффекта. Очевидно, что, даже когда мы сталкиваемся с несомненным влиянием предшествующей депривации на исследовательское поведение, здесь возможны многочисленные альтернативные объяснения; кроме того, не следует считать, что тенденция к исследовательскому поведению усиливается со временем по тем же причинам, что и, скажем, потребность в еде.

Исследовательское поведение может быть очень устойчивым. Дикая крыса, обнаружив в знакомом ей месте незнакомый объект, может исследовать его несколько минут и даже часов, прежде чем возобновит свою нормальную активность [143]. Большой интерес представляют многочисленные данные, согласно которым крыс можно обучить преодолевать препятствия, чтобы оказаться в новой ситуации, а в знакомой ситуации они могут проявлять упорное поисковое поведение, приводящее их к возможности что-то исследовать. Так, крысы будут перебегать решетчатый пол, к которому подведен ток, чтобы добраться до лабиринта, содержащего разнообразные предметы [1853], причем наблюдается тенденция к повторению реакций, дающих возможность проявить исследовательское поведение. Крысы будут много раз подряд бежать по дорожке, ведущей к незнакомой целевой камере [1800]. При этом они бегут быстрее, если раздражители в камере каждый раз меняются, в противном же случае скорость побежек замедляется (все это при условии, что крысы сыты) ([427]; см. также [2134]). Точно так же крысы будут обучаться заходить в тот отсек Y-образного лабиринта, который приводит или в большую открытую камеру, содержащую прямоугольные блоки, или в лабиринт Дэшиела [1772, 1775]. В опытах Кречевского [1408] крыс помещали в лабиринт, в котором любой из двух возможных путей приводил к пище. Последовательность поворотов при побежке по одному из них раз от разу менялась, а по второму оставалась без изменения. Оказалось, что животные предпочитали первый путь. В таких опытах трудно определить, что именно привле-

кает животных — сложность или новизна обстановки [237], но имеются данные, позволяющие предположить, что на усиление исследовательской активности в первую очередь влияет новизна [2134]. Обезьяны, помещенные в тускло освещенную камеру, в стенке которой было проделано окошко, позволяющее выглядывать наружу, значительную часть времени проводили около него и обучались также решать простые задачи, позволяющие открывать ставни [385, 389]. В свете приведенных данных не удивительно, что обезьяны обучаются лучше, если в результате получают возможность видеть движущиеся фигуры [390], но не будут обучаться задаче, если им предъявляются раздражители, вызывающие страх, например изображение большой собаки или запись криков испуга множества обезьян [386].

Такие эксперименты позволяют думать, что исследовательское поведение не просто вызывается новыми раздражителями и продолжается до «насыщения» [804]. Некоторые авторы полагают, что своеобразие исследовательского поведения заключается в том, что животное активно ищет усиления стимуляции. Однако мы уже видели, что, хотя некоторые типы поведения (например, агрессия) завершаются просто в результате прекращения действия вызывающих их факторов, другие типы поведения (пищевое, половое, гнездостроительное) включают поиск завершающих раздражителей, и именно эти новые раздражители прерывают активность. Если мы хотим найти нечто общее между исследовательским поведением и этими последними типами поведения, мы должны вспомнить, что оно направлено на ликвидацию рассогласования, несоответствия между нервной моделью знакомой ситуации и центральными следствиями восприятия новой, точно так же как гнездостроительное поведение связано с ликвидацией несоответствия между раздражителями от законченного и незаконченного гнезда. Однако основное различие здесь в том, что ликвидация несоответствия происходит не из-за изменения раздражителей, воздействующих на животное, а вследствие перестройки «нервной модели», в результате чего она начинает соответствовать новой ситуации. Новые раздражители «ассимилируются» и перестают быть новыми. Мы уже обсуждали вопрос о пользе концепции «нервных моделей» в гл. 6; к вопросу об исследовательском поведении мы еще вернемся в гл. 24.

15.8. ИГРА

Игра — еще один «трудный» термин, в связи с которым возникают многочисленные противоречия. Котенок, играющий клубком ниток, или собака, гоняющаяся за мячом,— обычные примеры игр у домашних животных; аналогичные примеры можно найти у большинства млекопитающих и многих низших животных. Однако имеется ли в этих ситуациях нечто общее, что оправдывало бы употребление

общего термина? Ответить на этот вопрос трудно. По-видимому, затруднения вызваны отсутствием тщательного анализа: до сих пор лишь в очень немногих случаях так называемое игровое поведение было подробно описано и проанализировано, а его характеристики были сопоставлены с характеристиками других типов поведения животных того же вида. Вполне возможно, что с углублением наших знаний по этому вопросу мы убедимся в том, что игровое поведение еще более неоднородно, чем это сейчас представляется. Пока же у самых разных животных удается выделить особую форму поведения, включающую движения, которые явно играют важную роль в других формах (агрессия, локомоция), но между тем не вызывают у наблюдателя впечатления, что они совершаются «всерьез». Следует подчеркнуть, что такое впечатление неизбежно субъективно; если щенята не наносят друг другу ранений во время драк, то это можно приписать в той же мере отсутствию соответствующего «вооружения», как и несерьезности намерений. Кроме того, мы не всегда считаем игрой такие ситуации, когда животное ведет себя агрессивно, не нанося при этом повреждений: взрослые самцы макак-резусов часто «кусают» ссорящихся самок, не причиняя им вреда,— это поведение просто поддерживает устойчивость в группе. Тем не менее обойтись без категории игры невозможно, и целесообразно рассмотреть некоторые ее признаки (см. особенно [1558, 1559, 1568, 1658]).

Незавершенные последовательности действий

Движения, входящие в игровое поведение, обычно не отличаются от тех, которые часто встречаются у данного вида в ситуациях с иным функциональным содержанием, например, при охоте и умерщвлении добычи котятами [1516], при драках, половой и манипуляторной активности у макак-резусов [927], при галопировании у жеребят [2438] и т. д. Однако в игровых ситуациях последовательности движений часто бывают незавершенными — короткий галоп, остановка и возвращение галопом назад у жеребят; садки без интромиссий у детенышей макак-резусов. У черного хоря *(Mustela putorius)* в агрессивных играх отсутствуют четыре агонистические реакции: две крайние формы нападения («умерщвление укусом в затылок» и «атака из боковой стойки») и два крайних вида реакции страха («угроза из оборонительной стойки» и «визг») [1938].

Выработка новых комплексов движений

У животного могут случайно выработаться новые движения, специфичные для игровой ситуации и, по-видимому, не имеющие функционального значения помимо нее. Например, у Эйбл-Эйбесфельдта [640] был ручной барсук, научившийся делать сальто.

Смешение функционально различных типов поведения

Поскольку игровое поведение часто состоит из комплексов движений, относящихся к другим типам поведения, эти различные в функциональном отношении движения часто оказываются перетасованными в игре. Так, в игровом поведении мангуста смешаны элементы охотничьего и полового поведения [1988], а в групповых играх макак-резусов — элементы агрессивного и полового поведения ([927]; см. также [640, 1577]).

Несоответствие интенсивностей отдельных движений и всей последовательности в целом

Последовательности движений при игровом поведении часто остаются незавершенными. Например, у макак-резусов агрессивные броски часто не доводятся до конца, челюсти при укусах не сжимаются. Напротив, некоторые движения могут быть преувеличены по сравнению с нормальной функциональной ситуацией; это особенно относится к прыжкам и скачкам, часто наблюдаемым в подвижных играх (например, у макак-резусов, у котят). Часто отдельные движения повторяются много раз подряд, не приводя к следующему элементу последовательности, как это должно было бы происходить в других ситуациях. Кроме того, может быть изменен порядок появления элементов: те элементы, которые в нормальной последовательности появляются позже, при игре возникают раньше, и наоборот.

На групповые игры другие особи обычно не реагируют «серьезно»

Кроме того, у некоторых видов животных игре, по-видимому, предшествует особый сигнал, указывающий на специфический характер этого поведения («игровая мимика» у макак-резусов [25], припадание на грудь и передние лапы у собак и кошек [1558]).

Игровое поведение вызывается самыми разнообразными раздражителями

Во время игры животные часто манипулируют предметами, которые при других формах поведения не вызывают таких игровых движений. Так, котята играют с клубком ниток, молодая пустельга подхватывает на лету прутики и другие предметы (данные Л. Тинбергена, цит. по [2375]) и т. д.

У высших млекопитающих игру молодых животных часто начинает взрослое животное

Львица, помахивая хвостом, побуждает львят начать играть с ней [2114]; самки шимпанзе щекочут детенышей, переворачивают их, кусают «понарошку» [1471].

Ни одна из этих особенностей не является общей для всех разновидностей поведения, объединенных под общим термином «игра»,

а некоторые из них встречаются и не в игровых ситуациях. Так, незавершенные последовательности часто встречаются при охотничьем поведении у сытых животных — хищных млекопитающих [1562] и птиц [1042]; называть это игрой или нет, зависит от точки зрения. Смешение же функционально различных форм поведения отмечается в реакциях молодых половозрелых самок макак-резусов на чужих детенышей — с материнского поведения они скоро переключаются на чистку шерсти, агрессивное или половое поведение [2070]. Тем не менее в целом можно утверждать следующее: хотя движения, характерные для игрового поведения, могут напоминать движения при других видах активности, этого нельзя сказать о лежащем в их основе мотивационном состоянии. Игровое поведение не связано с действием устойчивых мотивационных факторов, как это наблюдается в других ситуациях; так, элементы агрессивного и полового поведения могут появляться, когда животное, по-видимому, не испытывает ни агрессивного, ни полового побуждения. Игровое поведение может прекратиться, не достигнув «завершающей» ситуации. Например, попытки садок у молодых обезьян могут не приводить ни к интромиссиям, ни к эякуляции; вероятно, они ослабевают в результате выполнения других элементов акта спаривания (гл. 13). С другой стороны, игровое поведение может повторяться много раз подряд, несмотря на то что каждый раз оно приводит к «завершающей» ситуации [1517].

Игровое поведение легко прерывается другими видами активности; например, оно может немедленно прекратиться в результате голода или испуга. Тем не менее игра возникает не только из-за отсутствия интенсивных мотивационных факторов, которые могли бы вызвать какую-либо другую активность. У приматов и хищных агрессивные игры могут быть очень интенсивными и все же сопровождаться знаками дружелюбия, например вилянием хвостом [640], а также сигналами, блокирующими попытки кусаться. Подвижные или манипуляторные игры могут продолжаться весьма долго, хотя они не приводят к пищевому вознаграждению. Однако самое очевидное доказательство того, что игра — это не просто такая активность, которой животное занято, когда ему больше нечего делать, получено в опытах Мейсона [1669]. В этих опытах шимпанзе предоставлялся выбор между пищей и «групповой стимуляцией», заключавшейся в игре или ласке. Когда обезьяна была сыта, она явно предпочитала игру пище, но даже после лишения пищи (в течение 15 ч) игра выбиралась в 40% случаев [1669].

Итак, факторы, контролирующие игровое поведение, далеко не ясны и, несомненно, весьма сложны (см., например, [1125, 1126, 1230, 2339]). Как бы то ни было, игровое поведение существует, и игнорировать его невозможно. Многие млекопитающие, особенно молодые особи, проводят в играх много времени. Есть ли игры у низших позвоночных? На этот вопрос можно ответить только после того, как нам станет известно, чем изучаемое поведение отличается от поведе-

ния этих же особей в других ситуациях и в чем оно сходно с игровым поведением других видов. Открытие основ игрового поведения, несомненно, само по себе вознаградит исследователей за все их труды, не говоря уже о том, что оно прольет свет на природу регуляции многих других видов активности.

15.9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Этот краткий обзор показывает, что относительно «мотивации» невозможны какие-либо прямолинейные обобщения. Это связано в первую очередь с тем, что категории поведения разграничены в большой мере условно и каждая из них на самом деле весьма разнородна. Пытаясь приписать некое единое побуждение поведению, определяемому на чисто функциональной основе, мы неизбежно сталкиваемся с трудностями. Далее, говоря о влиянии депривации на состояние мотивации, о степени спонтанности поведения, о роли стереотипных «завершающих актов», прекращающих соответствующие последовательности действий, характерные для данного поведения, следует помнить, что значение этих факторов для различных типов поведения неодинаково даже у животных одного вида и тем более у животных разных видов. Контроль каждого типа поведения составляет самостоятельную проблему; лишь после того, как будет проведен анализ адекватных примеров различных видов поведения, можно будет попытаться делать какие-либо обобщения и оценить тот уровень анализа, на котором они полезны. Поэтому ближайшей целью исследователей поведения должно быть создание точных методов анализа поведения в самых разных поведенческих ситуациях, а не стремление конструировать некую общую теорию «побуждения».

15.10. ВЫВОДЫ

Изучение факторов, контролирующих различные типы поведения, показало, что относительное значение экстраневральных влияний, спонтанности, обратных связей, возникающих вслед за выполнением реакции, и т. д. сильно варьирует в различных случаях. Таким образом, пока нет смысла формулировать общие теории побуждения, которые были бы применимы для всех типов поведения у всех организмов.

ГЛАВА 16

КОНФЛИКТ МЕЖДУ УХАЖИВАНИЕМ И УГРОЗОЙ

16.1. КОНФЛИКТ

В гл. 12 мы приводили пример с зябликом и говорили о том, что зяблик может последовательно переходить от одних видов активности к другим — сначала он может петь и патрулировать свою территорию, затем слететь кормиться на землю, потом взлететь на куст, почистить оперение и снова начать петь. Аналогичную смену активности можно наблюдать у всех животных; по-видимому, разные виды активности появляются в их поведении не случайно, а упорядоченно. Однако было бы слишком большим упрощением считать, что в каждый момент зяблик занят лишь какой-то одной деятельностью. Рассмотрим другой случай.

Когда зимой кормится стая больших синиц, обычно птицы рассаживаются на некотором расстоянии друг от друга. Если две особи слишком сильно сблизятся, то они начинают угрожать друг другу и драться. Таким образом, тенденция к стайности, удерживающая птиц вместе, отчасти уравновешивается агрессивностью, порожденной взаимной близостью (см. разд. 15.4). Продолжая кормиться, каждая птица все время помнит о возможной опасности или о соперниках и часто прерывает кормежку, чтобы оглядеться по сторонам; таким образом, эффективность кормления ограничивается необходимостью проявлять бдительность. Время от времени стая довольно неорганизованно перелетает с места на место, причем запоздавшие вынуждены поспешно бросать недоеденный корм и взлетать, чтобы не отстать от стаи. В этом случае пищевое поведение вступает в конфликт с тенденцией к стайности. У птиц в таких стаях наблюдается стремление сначала завершить один тип поведения и лишь потом переходить к другому. Однако практически такая целенаправленность встречается редко; обычно наблюдается одновременно несколько тенденций к различным типам поведения, а это приводит к конфликтным ситуациям.

Прежде чем идти дальше, необходимо несколько уточнить понятия «тенденция» и «конфликт». Когда в повседневной речи говорят о тенденции животного вести себя определенным образом, при этом подразумевается на основании каких-то данных, что животное, вероятно, именно так и будет себя вести. Если же есть вероятность определенного поведения, то должны существовать (потенциально) и причинные факторы, вызывающие это поведение. Поэтому, когда употребляют слово «тенденция», подразумевают, что такие факторы имеются в наличии. Однако причинные факторы для определенного

поведения могут присутствовать, а тенденции к этому поведению может и не быть; так, голодное животное, которому предложили пищу, может не начать есть, если поблизости находится незнакомый предмет. В таких случаях можно считать, что тенденция к данному поведению (например, тенденция кормиться) имеется, но причинные факторы или слишком слабы, или подавлены [1047] [1]. Применение термина «тенденция» удобно в том отношении, что избавляет нас от необходимости оговаривать в каждом отдельном случае природу причинных факторов, хотя впоследствии мы можем заняться их анализом; здесь могут иметь значение уровень гормонов, интенсивность раздражения (гл. 10) или другие переменные.

Когда имеются одновременно тенденции к двум несовместимым типам поведения, мы говорим, что они находятся в конфликте. Например, в стае больших синиц вид одной особи может вызывать у другой стремление и к приближению и к отступлению. Дистанция между птицами в стае в очень большой степени зависит от равновесия этих двух тенденций, причем в точке равновесия имеются, вероятно, обе тенденции, но они вступают в конфликт и подавляют друг друга. Когда стая синиц перемещается, на отставших особей одновременно влияют две группы факторов: те, которые в норме вызывают пищевое поведение, и те, которые заставляют птиц следовать за стаей. Эти факторы исключают друг друга, и возникающий в результате конфликт изменяет пищевое поведение. Как будет показано далее, животное, занятое на первый взгляд каким-то одним видом активности, может тем не менее находиться в состоянии конфликта; в этом случае действие причинных факторов, определяющих какую-то другую форму поведения, может быть полностью подавлено факторами, вызывающими текущее поведение. Однако термин «конфликт» применяется не для обозначения каких-либо гипотетических механизмов или физиологических состояний, а лишь в отношении вероятностей несовместимых реакций.

Поскольку большинство видов активности оканчиваются сами собой, либо подводя животное к ситуации, в которой осуществляется завершающая реакция (гл. 10), либо устраняя вызвавшие данное поведение факторы (гл. 15), либо каким-то другим образом (гл. 13), конфликты, как правило, вскоре разрешаются. Скорость, с которой это происходит, зависит отчасти от природы самого конфликта. Особенно отчетливо это проявляется, когда конфликтная ситуация связана со стремлением двигаться одновременно в различных направлениях.

Когда конфликт возникает в результате тенденций двигаться одновременно к двум разным объектам, расположенным на некотором

---

[1] Блартон-Джонс [286] предпочитает оставить термин «тенденция» для «наблюдаемой вероятности поведения» (observed likelihood of occurrence), а в случаях, подобных приведенному здесь, говорить о «потенциальной тенденции». Берлайн [234] говорит в данном случае, что реакция «активируется», но этот термин легко спутать с «активацией» в других значениях (гл. 9).

расстоянии друг от друга, такую ситуацию можно назвать конфликтом типа «приближение — приближение», не забывая, разумеется, о чисто физическом характере несовместимости в данном случае. В этом случае животное может очутиться в некоторой промежуточной точке, в которой тенденции приближаться к каждому из объектов будут уравновешены. Такое равновесие неустойчиво. Поскольку стремление приблизиться к объекту усиливается по мере приближения к нему, стоит животному несколько отклониться от точки равновесия в сторону одного из объектов, как стремление двигаться к нему усилится, а стремление приблизиться к другому соответственно уменьшится. Таким образом, конфликт легко разрешается. Поведение по типу проб и ошибок, характерное для поведения животных в месте разветвления лабиринта, можно рассматривать как один из случаев конфликта типа «приближение — приближение»: в этом случае у животного можно наблюдать начальные движения в сторону каждого из отсеков лабиринта попеременно. С другой стороны, когда животное находится между двумя объектами, каждого из которых оно стремится избежать (конфликт «избегание — избегание»), ситуация сравнительно устойчива. Поскольку тенденция к избеганию каждого из объектов, очевидно, возрастает по мере приближения к нему, отклонение в ту или иную сторону, вероятно, приведет к возвращению животного в точку равновесия. Длительное перемещение возможно только вдоль перпендикуляра к линии, соединяющей оба избегаемых объекта.

Более интересен случай, когда у животного одновременно наблюдается тенденция избегать и приближаться к определенному предмету или ситуации. Предположим, крысу обучают бежать по дорожке за пищей, а затем в целевой камере наносят ей электрическое раздражение. Если после этого выпустить ее на дорожку, то она может отбежать назад, остановиться в нерешительности, вернуться обратно и некоторое время делать короткие побежки вблизи цели или же в нерешительности может начать вылизывать шкурку или лапы. Тенденция приблизиться к пище уравновешивается у нее тенденцией избежать удара током (конфликт типа «приближение — избегание»). Другой пример приведен на рис. 126. Во время реакции окрикивания у зябликов наблюдаются две тенденции: приблизиться к сове и улететь от нее [1043, 1649]. Относительная сила каждой тенденции изменяется в зависимости от расстояния до хищника. Если зяблика посадить в небольшую клетку и поставить ее в 5 м от совы, то во время окрикивания зяблик будет летать от передней стенки к задней с равной частотой. Когда клетку отодвигают на большее расстояние, зяблик в основном находится у передней стенки, когда же ее придвигают ближе, зяблик держится у задней стенки.

Такого рода ситуации тщательно проанализировал Миллер [1742]. Он показал, что у крыс на дорожке лабиринта устойчивое равновесие будет сохраняться в том случае, если тенденция избегать целевой камеры будет по мере увеличения расстояния до нее умень-

шаться быстрее, чем тенденция приблизиться к ней. Это положение иллюстрирует рис. 127. Для простоты графика градиенты тенденций представлены в виде прямых, однако любые монотонно убывающие кривые также удовлетворяют условию задачи, если кривая избегания убывает быстрее. Очевидно, что если бы круче была кривая, соответствующая приближению, то невозможно было бы достигнуть равновесия, животное двигалось бы либо назад, либо вперед к цели.

Миллер проверил свою модель следующим образом. Он систематически просмотрел и отобрал некоторые предположения, вывел на их основе логические заключения и затем проверил эти заключения

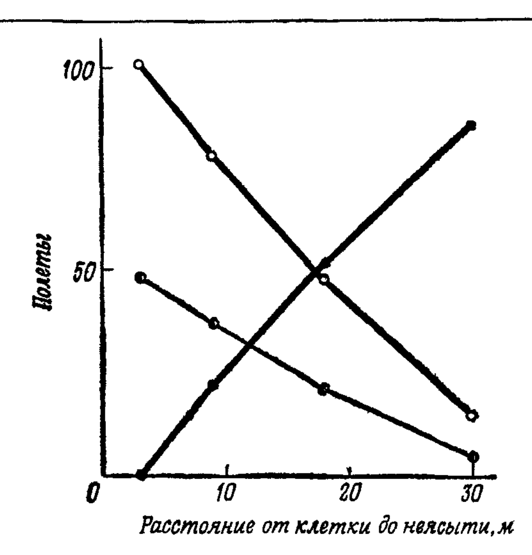


Рис. 126. Относительное число полетов к передней (черные кружки) и задней (белые кружки) стенкам клетки, а также общее число полетов (черно-белые кружки) самок зяблика в зависимости от расстояния, на котором находилось чучело серой неясыти от клетки [1043].

экспериментально — образец точного систематического построения теории. Ключевой вывод о более крутом наклоне графика, описывающего тенденцию к избеганию, был выведен Миллером из постулата, согласно которому страх является побуждением, приобретенным в результате обучения. С этой точки зрения раздражители, связанные с целевой камерой, воздействуют на избегание двояко: возбуждая мотивацию страха и вызывая специфическую реакцию избегания. Таким образом, увеличение расстояния до конца дорожки ослабляет реакцию избегания двумя различными путями. С другой стороны, голод, как полагают, зависит от внутренних физиологических факторов, поэтому увеличение расстояния до раздражителя не влияет на побуждение голода и воздействует на реакцию приближе-

ния только в том отношении, что вызывающие приближение раздражители становятся слабее. Поэтому кривая избегания убывает быстрее, чем кривая приближения. (Конечно, некоторые предпосылки Миллера могут вызвать возражения.)

Предположение, согласно которому изменение раздражителя воздействует на избегание двояко, приводит к заключениям, которые можно проверить экспериментально. Если обучить крыс убегать по

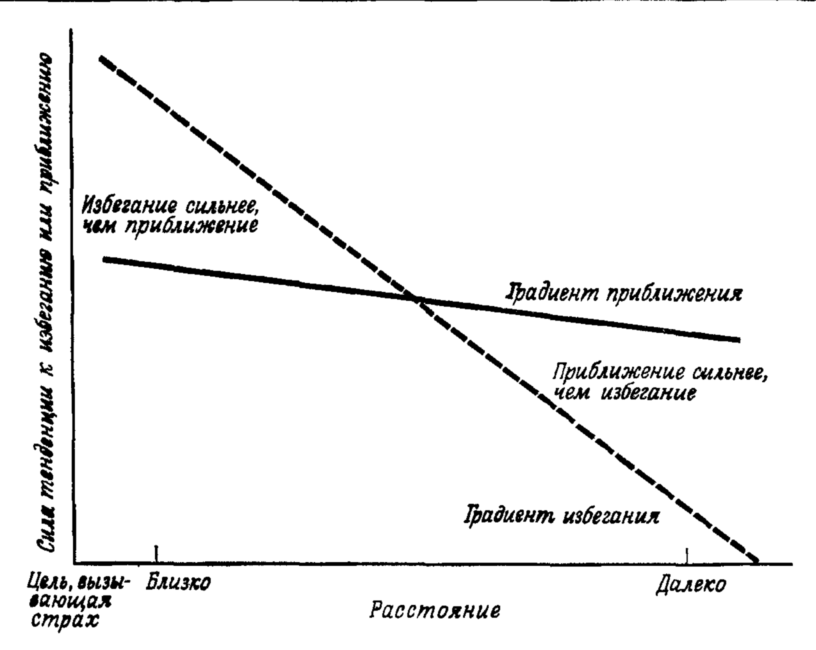


Рис. 127. Графическое описание конфликта типа «приближение — избегание» [1737].

Тенденция приблизиться возрастает по мере удаления от вызывающего страх объекта, тогда как тенденция к избеганию возрастает по мере приближения к нему.

дорожке от электрического раздражения, а затем проверить, как они будут вести себя в отсутствие раздражения на прежней дорожке и на новой дорожке, то оказывается, что во втором случае реакция будет значительно слабее. Объясняется это тем, что такое изменение ситуации одновременно ослабляет и мотивацию страха, и приобретенную реакцию побежки. С другой стороны, если предварительно подготовленных таким же образом крыс испытать, нанося им в обоих случаях электрическое раздражение, то на побуждении это не отразится, и реакция избегания во втором случае должна уменьшиться у этих животных не столь сильно, как в первом. Это и было подтверждено экспериментально.

Все же, по-видимому, такой метод неприменим в тех случаях, когда и приближение, и избегание в равной мере зависят от одних и тех же внешних раздражителей, как это, например, имеет место при конфликтах «нападение — бегство» или «любопытство — бегство», о чем будет сказано ниже, а также при реакции окрикивания у зябликов. Подход Миллера, однако, был использован при изучении влияния фармакологических препаратов, а также при купировании некоторых типов невротического поведения [597]. Но Херст [967] считает, что этот подход применим далеко не ко всем случаям; он обнаружил в несколько иной ситуации, что градиент генерализации для подкрепляемой пищей реакции круче, чем для реакции избегания электрического раздражения. В этом случае решающая роль в мотивации избегания может принадлежать внутренним факторам.

Другой метод исследования конфликтного поведения был описан Херстом и Кореско [969]. Крысам предоставляли на выбор две экспериментальные ситуации: в одной животным независимо от их поведения то давали молоко, то наносили удары током, а в другой не происходило ни того, ни другого. Нажимая на рычаг, крысы могли изменять одну ситуацию на другую. Животные включали попеременно то один, то другой режим, причем предпочтение того или иного из них было различным в зависимости от длительности лишения пищи и силы электрического раздражения. Когда при первом режиме меняли относительную частоту предъявления пищи и нанесения раздражений, животные гораздо чаще включали и выключали этот режим при промежуточных значениях относительных частот, чем в тех случаях, когда условия были или очень благоприятны (возможно только появление пищи), или неблагоприятны (возможно только электрическое раздражение) [968].

До того как конфликт приходит к разрешению, поведение животного в большей или меньшей мере зависит от обеих групп причинных факторов. Прежде чем начать обсуждение тех типов поведения, которые могут возникнуть в таких случаях, следует рассмотреть, по каким признакам можно распознать конфликтную ситуацию. Как можем мы определить, что у животного одновременно имеются тенденции к разным типам поведения? В большинстве рассмотренных до сих пор случаев экспериментатор мог говорить о конфликтной ситуации, потому что был знаком с условиями, в которых находилось животное, знал о существовании двух групп факторов (например, лишение пищи и раздражители, первоначально связанные с побежкой за пищей, с одной стороны, и раздражители, первоначально связанные с ударами током и т. д.,— с другой), каждая из которых по отдельности вызвала бы вполне определенную форму поведения, а если к наблюдению приступит другой исследователь — сможет ли он определить, что крыса намеревается делать? Сможет ли он заключить, наблюдая за поведением крысы, что имеет дело с конфликтной ситуацией, и определить характер двух соответствующих несовместимых типов поведения? Сходные ситуации часто возникают в есте-

ственных условиях, и, прежде чем анализировать поведение, необходимо выявить наличие конфликтных тенденций и описать их природу.

Рассмотрим в качестве примера анализ поведения при ухаживании и угрозах у птиц и рыб. Анализировать такое поведение трудно из-за сложности и разнообразия движений, быстро и на первый взгляд совершенно беспорядочно сменяющих друг друга. Объясняется

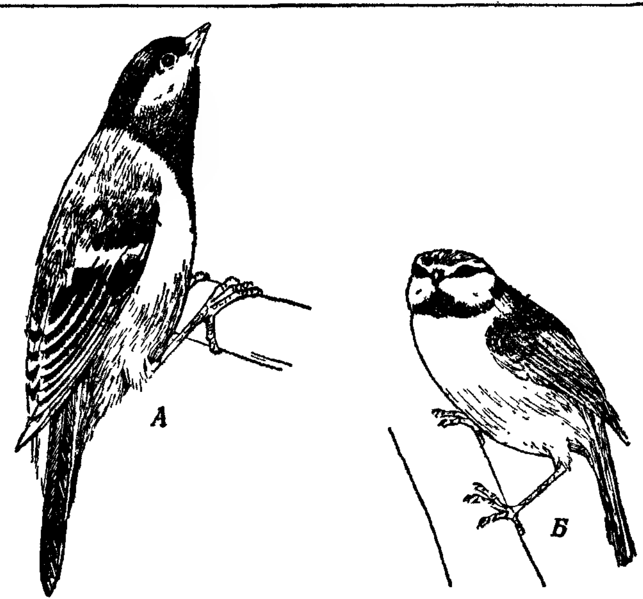


Рис. 128. Позы угрозы у большой синицы и лазоревки.

А. Поза угрозы «голова вверх», которую большая синица принимает во время территориальных конфликтов. *Б*. Поза угрозы «голова вперед», принимаемая лазоревкой во время территориальных конфликтов и драк за корм.

это тем, что часто такие последовательности поведенческих актов не завершены и их природа, таким образом, не очевидна для наблюдателя. Все становится на свое место, когда распознается наличие конфликта. Описание двух конкретных случаев позволит нам более критически оценить те данные, которые могут свидетельствовать о конфликте.

16.2. УГРОЗА И УХАЖИВАНИЕ У ПТИЦ И РЫБ

Весной большие синицы устраиваются парами на территориях, которые защищаются в первую очередь самцами. Вдоль границ территорий идет узкая полоска «ничейной земли», на которой происходят продолжительные стычки. Дело редко доходит до настоящей драки, но каждая птица по очереди то нападает, то спасается бегством, де-

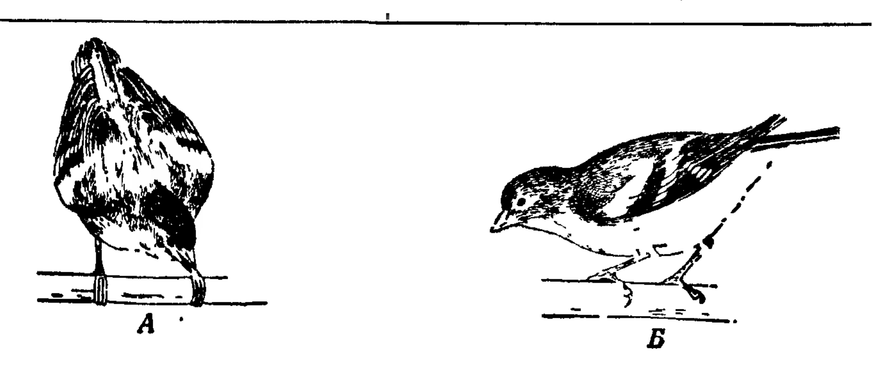
монстрируя в промежутках замысловатую последовательность поз и движений. Среди них встречается, например, угрожающая поза с поднятой головой (вертикальная поза), когда птица поднимает голову, покачивая шеей из стороны в сторону, а тело при этом принимает почти вертикальное положение (рис. 128,*А*). За этой позой может последовать бегство, довольно неуверенный полет в сторону соперника или подчинение.

Ключом к пониманию основы поведения во время таких стычек служит тот факт, что практически они происходят только в пограничной зоне. Если один из самцов встречает соперника на своей территории, то он немедленно нападает на него, а тот спасается бегством. Однако если «победитель» будет застигнут врасплох уже в качестве нарушителя границы на территории своего соседа, то роли меняются: теперь бывший беглец — правомочный владелец своей территории, он нападает, а его преследователь улетает от него. Таким образом, в пограничной зоне стремления к нападению и бегству более или менее уравновешены: иногда может преобладать одна тенденция, иногда другая. Поскольку угрожающая поза с поднятой головой в одних случаях сопровождается приближением к сопернику, а в других — бегством, она связана, по-видимому, с довольно неустойчивым равновесием между этими двумя конфликтными тенденциями. Аналогичные соображения приводят нас к выводу, что многие другие позы и движения, наблюдаемые во время стычек, также связаны с конфликтными тенденциями к нападению и бегству. Уяснив для себя однажды, что стычка связана, по-видимому, с двумя несовместимыми тенденциями, мы сумеем лучше разобраться в сути этого явления [1040].

Другой пример — поведение зябликов при ухаживании. В самом начале брачного сезона самец зяблика начинает угрожать другим птицам в стае. Самки, готовые образовать брачную пару, при этом не улетают, а остаются на месте с распушенными перьями. Самец же постепенно воздерживается от проявлений агрессивности и переходит к ухаживанию. Если вначале он принимал позу угрозы —тело в горизонтальном положении, клюв направлен в сторону самки (рис. 129,*А*),— то теперь он стоит боком к самке (рис. 129, *Б*). Такая перемена связана с изменением в доминировании: первоначально самец доминирует над самкой, но теперь самка постепенно берет верх и начинает отгонять его от корма. На более поздних стадиях ухаживания, которые могут наступить не раньше чем через несколько недель после образования пары, самец приближается к самке только после некоторых колебаний; при этом он подходит мелкими характерными шажками, идет не прямо, а зигзагами, тело его выпрямлено и несколько откинуто назад (рис. 129,*В*). Многие его попытки спариться оканчиваются безрезультатно из-за страха перед самкой.

Таким образом, создается впечатление, что самка может вызвать у самца реакции нападения, бегства и половое поведение; какое именно поведение возобладает, зависит от стимулов, исходящих от

самки, и от внутреннего состояния самца. В самом начале брачного сезона самец ведет себя по отношению к самке в основном агрессивно. По мере усиления полового возбуждения равновесие между тенденциями к нападению на самку и бегству от нее постепенно сдвигается в сторону последней и самец начинает вести себя так, словно боится



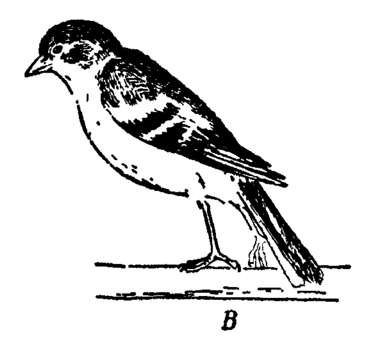


Рис. 129. Позы самца зяблика.

А. Поза угрозы «голова вперед», которую принимает самец зяблика во время драк за корм; тело повернуто в сторону соперника *Б*. Поза ухаживания у самца зяблика, самец стоит боком к самке. *В* Поза самца зяблика, приближающегося к самке непосредственно перед спариванием, тело почти выпрямлено, в приближении заметна нерешительность.

самки. Такую перемену нельзя приписать просто гормональным сдвигам или общему снижению уровня агрессивности, так как готовность нападать на сородичей мужского пола в это время возрастает. Еще позднее, когда самец начинает предпринимать попытки спариться, основной конфликт возникает между тенденциями приблизиться к самке для спаривания и убежать от нее. Наконец перевешивает первая тенденция, и самец делает садку, но после спаривания

он тут же улетает, издавая характерный крик, который обычно издает зяблик при виде летящего хищника [1041, 1649].

Одновременно с описанными изменениями в поведении меняются и позы самца. Сначала он принимает позу угрозы, нацелившись головой в сторону самки; эта поза мало чем отличается от агрессивной позы во время зимних драк. На начальных этапах ухаживания самец уже становится боком к самке, что может отражать компромисс между стремлением приблизиться и стремлением улететь. Еще позднее он приближается к самке, чтобы попытаться спариться; при этом его тело выпрямлено, что напоминает позу, которую самец принимает перед тем, как улететь от находящегося перед ним соперника.

Сходные принципы применимы и для анализа поведения самки, когда самец пытается с ней спариваться. Самка не во всех случаях проявляет половое поведение, она может улететь или напасть на самца. Примером может служить поведение зеленушки (рис. 130). Из 102 «парящих приближений» только 25 окончились успешным спариванием, а в 7 случаях самка, позволив самцу опуститься к себе на спину, перешла даже к агрессии. По-видимому, у самки, точно так же как и у самца, близость полового партнера может вызвать как агрессию или бегство, так и половое поведение.

На самом деле поведение при угрозах и ухаживании значительно сложнее, чем это явствует из приведенных примеров. В таких случаях нельзя забывать о множестве дополнительных факторов, например об индивидуальных особенностях особей. Бёймер [112], анализируя драки у кур, выделил три типа драк: между взрослыми петухами, между курами и между молодыми петухами и курами, занимающими высокое иерархическое положение. Результаты стычек зависят от относительного иерархического статуса особей в группе, а уже на него накладывается или влияет колебание между тенденциями к нападению и бегству. И тем не менее имеются многочисленные данные, позволяющие утверждать, что все разнообразие угрожающего поведения и поведения ухаживания можно понять, исходя из предположения о существовании небольшого числа амбивалентных поведенческих тенденций.

В рассмотренных случаях были постулированы три группы факторов; действуя по отдельности, одни из них должны были вызывать агрессивное поведение, другие — половое, а третьи — бегство. Предполагалось, что другие возможные типы поведения связаны с абсолютной или относительной силой трех указанных тенденций. Таким образом, каждая поза угрозы связана с определенным диапазоном абсолютной и относительной силы тенденций к нападению и бегству. Сходным образом формирование брачной пары у самых разных видов начинается с агрессивного поведения особей одного пола (обычно самцов) по отношению к другим особям. Последующие изменения поведения ухаживания можно понять на основе изменений тенденций к нападению, бегству или половому поведению.

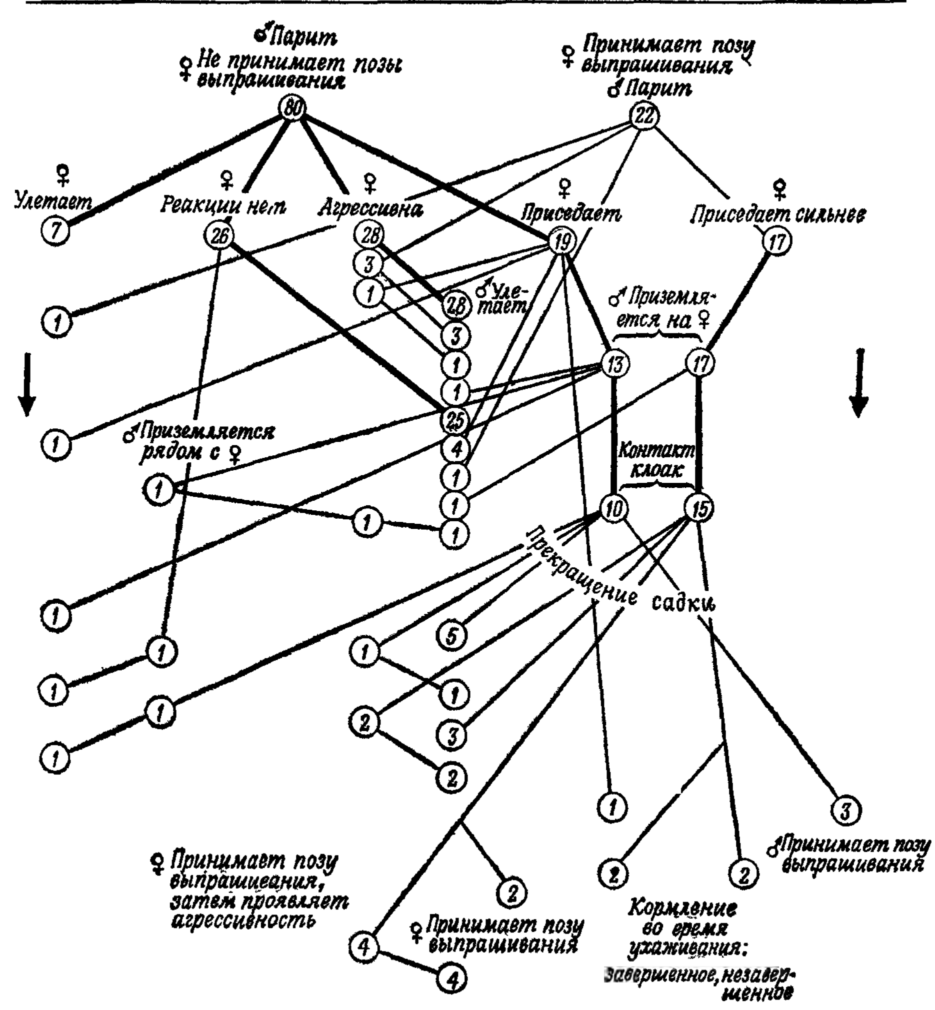


Рис. 130. Последовательности элементов поведения при попытке самца обыкновенной зеленушки совершить копуляцию [1044].

Цифры в кружках показывают, сколько раз наблюдалась каждая ситуация. Последовательность начинается с того, что самец парит над самкой, которая предварительно может принять позу выпрашивания (справа), а может и не принять (слева). Схему надо рассматривать сверху вниз.

Хотя тенденции к нападению, бегству и половому поведению отнюдь нельзя считать единственными тенденциями, которые действуют в рассматриваемых случаях, сходные принципы можно применить и для объяснения поведения животных самых разных видов не только при ухаживании и угрозах, но и в ряде других ситуаций — во время церемонии передачи гнезда, при поведении подчинения, ок-

рикивания, нападении на хищника и т. д. Выявление в каждой из форм поведения конфликтной ситуации, лежащей в ее основе, и распознавание несовместимых «линий» поведения позволяет глубже понять рассматриваемое явление [2389, 2393].

16.3. ХАРАКТЕР ДАННЫХ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ПРИ АНАЛИЗЕ ДЕМОНСТРАЦИЙ УХАЖИВАНИЯ И УГРОЗЫ

Большая часть данных, используемых в качестве доказательства изложенной точки зрения, получена в результате полевых наблюдений, и иногда такая аргументация может привести к порочному кругу. Именно поэтому надлежит более подробно проанализировать характер этих данных, которые можно разделить на несколько категорий, описываемых ниже.

Ситуация

Часто некоторые сведения можно извлечь из ситуации, в которой проявляется данный тип поведения. Один такой пример мы уже приводили, когда рассматривали территориальные стычки: позы угрозы демонстрируются в первую очередь на границе, т. е. там, где тенденции нападать и бежать от соперника, как можно предполагать, уравновешены. Аналогично если определенная демонстрация происходит только между потенциальными брачными партнерами и никогда между соперниками, то можно с большим основанием предположить, что здесь следует говорить о тенденции к половому поведению.

Поведение, сопровождающее демонстрацию

Во время демонстрации животное может медленно перемещаться к объекту демонстрации или от него. Колебания и нерешительность выдают наличие конфликта, а направление движения указывает, какая тенденция преобладает в данный момент.

У некоторых видов своеобразным показателем состояния животного может служить окраска кожных покровов, поскольку изменения мотивационного состояния отражаются на состоянии (сжатие или расширение) сосудов или пигментных клеток. Примеры таких случаев описаны для животных многих таксономических групп (например, для головоногих [2552]; рыб [109, 722, 1313, 1544, 1841]; ящериц [1356]; птиц [67]; обезьян [816, 2580]; человека [505, 1677]). Если изменение окраски связано, например, с изменением вероятности нападения или бегства, а также с изменением частоты появления демонстрационных движений, то эти изменения можно рассматривать как дополнительный источник информации о природе этих процессов. Сложный случай такого рода был детально проанализирован Берендсом и др. [109].

Корреляции движений во времени и в последовательности

Если данная демонстрация в одних случаях сопровождается нападением, а в других — бегством, то можно предположить, что она связана с конфликтными тенденциями к нападению и бегству. Поскольку, как полагают, внутренние тенденции изменяются медленнее, чем их внешние проявления, эти две формы поведения, возможно, определяются, если они достаточно близки во времени, одними и теми же причинными факторами (внутренними или внешними) (ср. гл. 25). Если согласиться с этой точкой зрения, то относительную силу конфликтных тенденций (т. е. в данном случае относительные вероятности того, что каждая тенденция найдет внешнее выражение) можно оценить, рассчитав относительную частоту действий, связанных с нападением и бегством, появляющихся вслед за демонстрацией.

Этот прием был впервые применен Мойниганом [1807], пытавшимся обосновать предположение, согласно которому разнообразные позы угрозы у обыкновенных чаек связаны с различными соотношениями абсолютной и относительной силы тенденций к нападению и бегству; предложенный метод оказался эффективным инструментом исследования (см. также, например, [286, 1411, 2296, 2297]). Однако следует указать на некоторые затруднения общего порядка, возникающие при попытке истолковать такие «связи последовательных движений». Прежде всего многие изменения поведения животного во время демонстрации возникают в результате изменений совокупности раздражений, источником которых служит брачный партнер или соперник. Очевидно, что те различия в позах, которые наблюдаются в естественных условиях, фактически могут диктоваться положением или ориентацией соперника или партнера (см., например, [362]). Это затруднение можно обойти, если регистрировать последовательности движений по отношению к неподвижному чучелу или изучать только такие последовательности, в которых поведение объекта демонстрации остается неизмененным.

Другое затруднение, связанное с использованием этого метода, состоит в том, что обычно при демонстрациях те тенденции, с которыми они, судя по другим данным, связаны, лишь редко выражаются в чистом виде. Так, было обнаружено, что «вращение» у щегла (рис. 131) связано в 68% случаев с агонистическим поведением и только в 8% случаев с половым поведением (брачное кормление и спаривание) (всего изучено 152 случая). Тем не менее другие данные говорят о том, что половое поведение играет в этой демонстрации важную роль. Такое «вращение» связано с криком, который очень редко издается в агонистических ситуациях и гораздо чаще — в ситуации ухаживания, чем в стае; частота, с которой самец издает этот крик, возрастает на протяжении брачного сезона. Кроме того, крик часто издается одновременно с характерным опусканием крыльев, что в свою очередь чаще связано с половым поведением. Все это показывает, что для более глубокого понимания любой демонстрации

изучать ее следует с использованием по меньшей мере нескольких методов из тех, о которых мы здесь говорили (см., например, [286]).

Еще одно затруднение заключается в следующем. Близость некоторых движений во времени может быть обусловлена вовсе не тем,

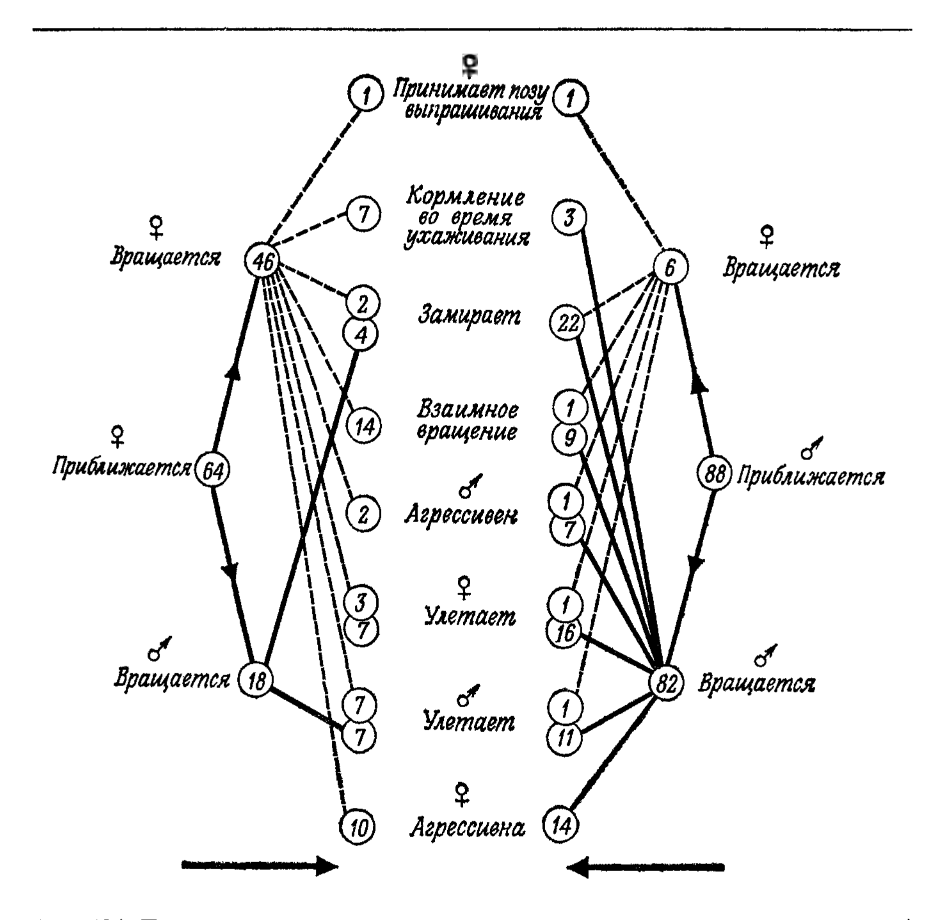


Рис. 131. Последовательности элементов поведения, связанные с демонстрацией «вращения» у щеглов [1047].

Цифры в кружках показывают, сколько раз наблюдалась каждая последовательность. Рисунок надо рассматривать от краев к центру.

что они определяются одними и теми же причинными факторами, а тем, что они занимают менее «важное место» в иерархии типов активности организма и могут проявляться лишь тогда, когда отсутствуют тенденции к «более важным» реакциям. Этим можно, в частности, объяснить, почему различные «туалетные», или «комфортные», движения обычно появляются вместе. Такие движения редко преры-

вают другие виды активности, но сами легко могут быть прерваны ([45]; см. также гл. 25).

Один из вариантов этого метода — регистрация не последовательностей движений во времени, а их корреляции в выбранных интервалах времени. Обычно берут просто последовательные промежутки времени (например, движения в течение одной минуты сравниваются с движениями в течение следующей и т. д.), однако интервалы могут выбираться и в зависимости от ситуации (например, все территориальные стычки сравниваются с драками на месте кормления или с демонстрациями на месте гнездования). Метод временны́х корреляций был с успехом применен в ряде случаев (см., например, [214, 215, 286]), однако ему свойственны два недостатка. Во-первых, полученные результаты зависят от выбранного интервала (см. гл. 25). Во-вторых, этот метод дает меньше сведений об организации поведения, чем анализ последовательности движений. Например, если поведение А следует за Б, а Б следует за А с одинаковой частотой, то можно считать, что они определяются одними и теми же причинными факторами; если же Б следует за А, тогда как обратного не наблюдается, то весьма возможно, что А способствует появлению Б (так называемые цепные реакции, см. разд. 25.2).При использовании временны́х корреляций эта информация утрачивается [286].

Характер демонстрации

Часто при анализе демонстрации основными единицами демонстраций считаются позы. Однако каждая поза может быть разложена на составляющие элементы — поднятие крыльев, открывание клюва, расправление хвоста и т. д. Более глубокое понимание демонстраций станет возможно в том случае, если в качестве единиц анализа будут использоваться эти элементы и каждая поза будет рассматриваться как комбинация ее составляющих.

В некоторых демонстрациях может изменяться интенсивность отдельных элементов и их число, но при всем том элементы демонстрации всегда появляются в определенном порядке: А, АБ, АБВ, АБВГ и т. д. Примером может служить поза «выпрашивания», которую принимает самка зяблика перед спариванием; последовательные стадии позы приведены на рис. 2.

Другой такой случай, проанализированный более подробно,— агрессивное поведение сиамской бойцовой рыбки *Betta splendens* (рис. 132). Симпсон [2224] показал, что целый ряд параметров, характеризующих демонстрацию по отношению к модели, в том числе относительное число положений с поднятыми жаберными крышками, коррелируют между собой. Этот тип отношений между составляющими или параметрами демонстрации позволяет предположить, что все они связаны с одной и той же тенденцией, но появляются при различных ее пороговых значениях.

Существует и другая крайность, когда элементы демонстрации могут теоретически встречаться во всех возможных комбинациях. В этом случае число независимо меняющихся групп причинных факторов должно быть равно числу элементов, составляющих демонстрацию, так что при этом окажется невозможным выделить определенные «позы».

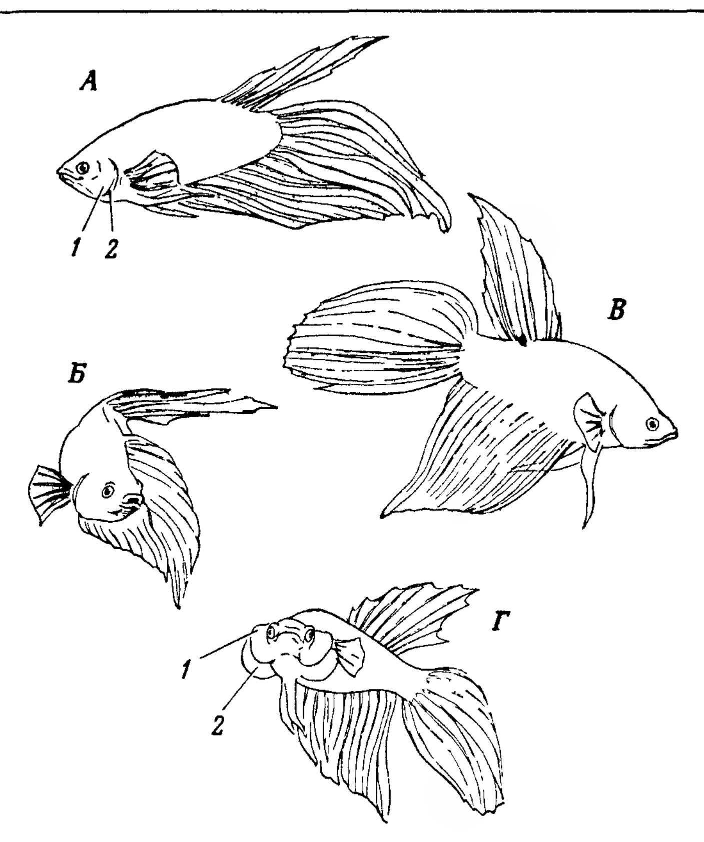


Рис. 132. Демонстрация угрозы у сиамской бойцовой рыбки [2224].

А, *Б* — недемонстрирующая рыба; *В*, *Г* — демонстрирующая рыба; *В* — рыба стоит боком к сопернику, расправив анальный плавник; *Г* — головой к сопернику, подняв жаберные крышки. *1* — жаберная крышка; *2* — жаберная мембрана.

Практически демонстрации, как правило, занимают промежуточное положение между этими двумя крайностями. В своем исследовании агонистического поведения лазоревки (*Parus coeruleus*) Стоукс [2296] определял корреляциии между 9 компонентами демонстраций. Из 36 возможных комбинаций по два сильная корреляция ($p<0{,}01$) была обнаружена в 31 случае. В одних случаях корреляция была по-

ложительной (например, птица, распустив хвост веером, обычно также поднимала крылья), в других — отрицательной (так, если птица взъерошивала перья на голове, то она никогда одновременно не поднимала крыльев, не распускала хвостовых перьев, не поднимала и не раскрывала клюва). Стоукс проанализировал более подробно пять составляющих: положение хохолка, тела, затылка, крыльев и ориентации по отношению к другой птице. Из 47 возможных комбинаций из этих 5 элементов было зарегистрировано только 20, причем 8 из них встречались 576 раз (всего было изучено 629 случав). Из этих исследований явствует, что использование на первых стадиях анализа целостных поз вполне оправданно, но что для более глубокого понимания следует анализировать также каждый элемент по отдельности.

Зависимость между теми или иными элементами и последующим поведением далеко не однозначна. Стоукс [2296] исследовал, каким поведением сопровождаются те или иные компоненты агонистических демонстраций лазоревки на местах зимней кормежки — нападением на соперника, бегством или индифферентным поведением. Когда лазоревка взъерошивает перья на затылке или распушает перья на всем теле, то в 90% случаев она вслед за этим улетает, никогда не нападая на соперника. Но для всех остальных изученных элементов демонстраций вероятность каждой из трех перечисленных форм поведения составляет в среднем не более 52%.

Такая относительно слабая корреляция между определенными элементами демонстраций и последующим поведением отчасти обусловлена взаимодействием этих элементов. Например, когда птица взъерошивает перья на затылке в ситуации, обычно не связанной с агрессивным поведением, то это коррелирует с увеличением вероятности нападения, и наоборот, когда птица уже приняла агрессивную позу, взъерошенные на голове перья связаны с уменьшением вероятности нападения. Однако, как мы уже видели, эти элементы часто появляются в определенных комбинациях, которые связаны с последующим поведением уже более жестко. Одна комбинация в 94% случаев приводит к бегству, после другой птица в 79% случаев остается на месте, а третья в 49% случаев сопровождается нападением. Данэм [619], исследовавший поведение толстоноса (*Pheucticus ludovicianus*), пришел в основном к аналогичным выводам.

Имеются также другие данные, указывающие на то, что определенные компоненты демонстрации связаны с той или иной тенденцией.

а. Некоторые компоненты демонстраций служат фактически элементами одной из главных форм поведения, составляющих конфликтную ситуацию. В вертикальной угрожающей позе «вперед и вверх» у серебристой чайки кистевые сгибы крыльев приподняты, шея слегка вытянута вверх и вперед, а клюв направлен вниз (рис. 133); эти элементы позы служат компонентами атаки, во время которой чайка бьет крыльями и ударяет клювом сверху вниз. В то же время

если чайка стоит не напротив соперника, а боком к нему, прижав перья, держа голову горизонтально и вытянув шею не наискось, а вперед, то эти элементы служат компонентами реакции избегания. Таким образом, эта поза складывается из элементов нападения и бегства, а преобладание тех или иных из них зависит от того, какие именно из соответствующих тенденций преобладают в данный момент [2393]. Однако здесь следует сделать оговорку. Мы исходили из допущения, что в основе элементов демонстрации лежат те же причинные факторы, которые определяют появление этих элементов в других ситуациях. Часто такое допущение действительно весьма удобно,

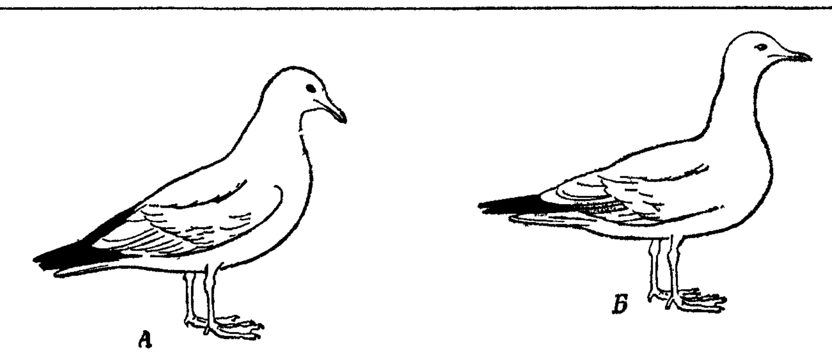


Рис. 133. Агрессивная *(А)* и тревожная *(Б)* позы угрозы у серебристой чайки [2393].

однако в случае локомоторных составляющих оно не всегда соответствует действительности. Например, демонстрация «голова вниз» у большой синицы *(Parus major)* напоминает одновременно барабанящие движения при нападении и движения при раздалбливании семян; чтобы определить, с каким из этих видов поведения она теснее связана, требуются дополнительные данные [286].

б. Следует учитывать позы, в которые входят данные элементы. Если те или иные элементы встречаются в позах, которые по другим данным являются позами угрозы, отражающими конфликт тенденций к нападению и бегству, и никогда не встречаются в позах ухаживания, то они, вероятно, не зависят от тенденции к половому поведению.

в. Необходимо определить, в каких обстоятельствах эти элементы встречаются чаще всего и более всего выражены. Если данная поза от одной своей крайней формы (очень часто сопровождается бегством) переходит в другую (очень часто сопровождается спариванием) и если некоторые ее элементы отсутствуют в позах, принимаемых перед бегством, но встречаются в ситуациях, предшествующих спариванию, то можно сказать, что они связаны с тенденцией к половому поведению. Точно так же элемент позы угрозы, который сильнее выражен,

когда птица находится на собственной территории, чем за ее пределами, вероятнее всего связан с тенденцией к нападению.

г. Важно выявить другие компоненты, с которыми связан данный элемент позы. Рассмотрим, к примеру, вытягивание шеи у чайки вертикально вверх. Этот элемент может выражать как начальное движение нападения на соперника, так и начальное движение садки на полового партнера. Каково значение этого элемента демонстрации в каждом отдельном случае, зависит от других компонентов, встречающихся одновременно с ним ([2393]; см. также [2296]).

д. Иногда можно получить дополнительные данные путем сравнения близких видов. Например, известно, что большой поморник не поднимает кистевых сгибов, когда угрожает стоящему напротив противнику, и не пользуется во время драки крыльями; это лишний раз говорит о том, что у чаек, которые делают и то и другое, поднятие крыльев является выражением агрессии [2393].

С помощью одного или нескольких из этих методов у многих видов птиц и рыб удалось оценить связи между элементами демонстрации и тенденциями поведения. Хотя в зависимости от сезона количественные соотношения могут меняться [2296], имеются веские доказательства, что многие элементы демонстраций связаны с той или иной тенденцией к определенным типам поведения. Более того, эти связи сходны у близких видов [52, 2297].

Однако нельзя утверждать, что отсутствие каких-либо элементов, связанных с определенной тенденцией, обязательно говорит об ее отсутствии. Например, Круйт [1411] на основании других данных утверждает, что хотя некоторые демонстрации у диких банкивских петухов состоят исключительно из агонистических составляющих, они тем не менее отчасти зависят от половых факторов. Он считает, что эти факторы оказывают стабилизирующее влияние на конфликт типа «нападение — бегство» и позволяют тем самым проявиться соответствующим амбивалентным позам.

Факторный анализ

Методы, рассмотренные выше, дают основу для понимания многих типов поведения, мотивация которых не очевидна с первого взгляда. Сравнительно недавно метод, описанный на стр. 339, удалось усовершенствовать, применив для этого метод факторного анализа. Этот подход заключается в следующем: а) тщательно регистрируют последовательности определенных элементов поведения; б) оценивают частоту, с которой каждый из этих элементов следует за каждым другим элементом (или предшествует ему), а затем определяют коэффициенты корреляции этих элементов; в) выясняют, можно ли полученные корреляции вывести из корреляций между рассматриваемыми элементами и меньшим числом гипотетических переменных. Если это возможно, тогда эти гипотетические переменные рассматривают

как факторы, связанные с двумя или более элементами поведения, и считают, что они объясняют исходные корреляции.

Этот метод применил Випкема [2583] при анализе поведения горчака. Самец этой рыбы защищает территорию вокруг крупного

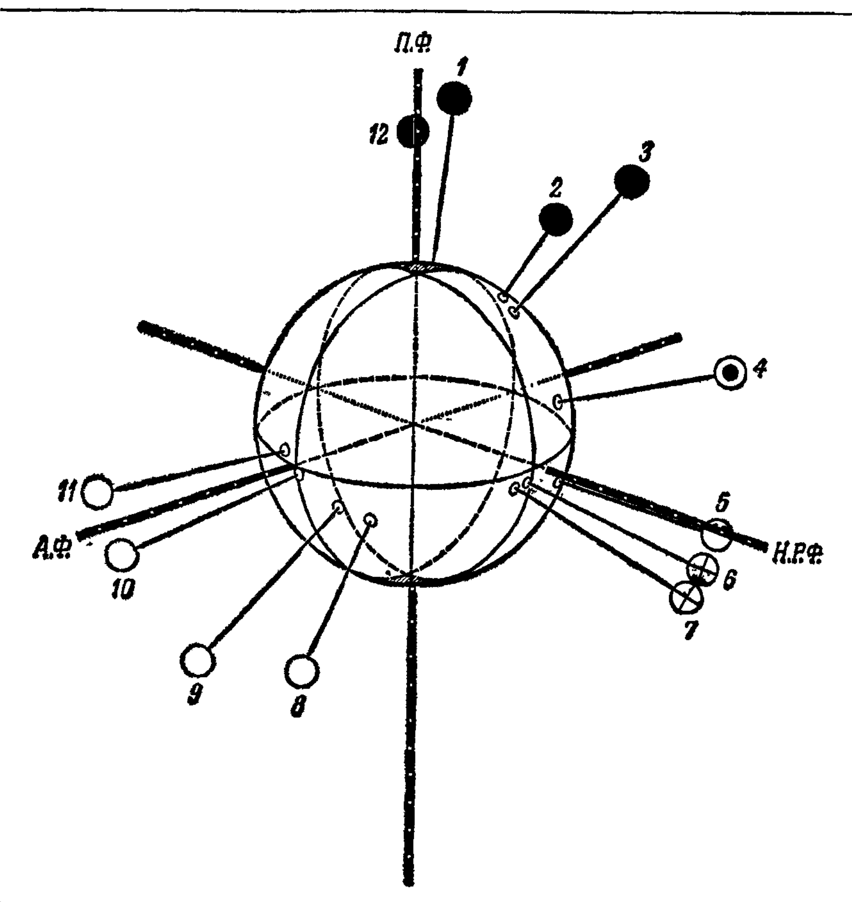


Рис. 134. Векторная модель поведения самца горчака, построенная на основе факторного анализа коэффициентов корреляции между последовательными формами активности [2583].

П. Ф.— половой фактор; Н. Р. Ф.— «нерепродуктивный» фактор, А. Ф — фактор агрессивности, *1* — поза головой вниз, *2* — лидирование, *3* — трепетание, *4* — укусы, *5* — бегство, *6* — трепетание плавников, *7* — трение, *8* — броски, *9* — удары с поворотом, *10* — удары головой; *11* — преследование; *12* — плавное скольжение.

двустворчатого моллюска, допуская на нее только половозрелых самок. Он «ведет» их к моллюску, и они при помощи яйцеклада откладывают икру в мантийную полость моллюска. Затем самец, проплывая около сифона моллюска, выпускает сперму.

Випкема зарегистрировал 12 четко различимых движений самца — владельца территории при встрече с другим самцом, а также с неполовозрелыми и половозрелыми самками. Коэффициенты корреляции между этими движениями были вычислены так, как описано выше, после чего был проведен факторный анализ. Оказалось, что 90% общего числа переменных удается объяснить с помощью трех факторов, тогда как другие факторы практически не имеют значения. Полученные результаты удалось представить в виде трехмерной модели (рис. 134), на которой зависимые переменные изображены в виде векторов. На этой модели коэффициенты корреляции между двумя произвольными переменными представлены как косинусы угла между соответствующими векторами; при этом тупой угол означает отрицательную корреляцию. Три простых фактора расположены взаимно ортогонально, их положение выбрано таким образом, чтобы каждый был расположен максимально близко к некоторой группе векторов. Длина каждого вектора указывает на то, в какой мере эту переменную можно истолковать при помощи введенных простых факторов, а проекция вектора на каждый фактор указывает, в какой мере он представлен в этой переменной (нагрузка на фактор).

Как оказалось, векторы четырех видов активности (удары головой, преследование, удары с поворотом и толчки) сгруппировались вблизи положительного направления одного из факторов. В функциональном отношении эти движения являются выражением агрессии, и данный фактор может быть назван фактором «агрессивности». Векторы четырех других видов активности, не связанных с размножением (включая сюда и бегство), группируются вблизи другого фактора, а такое движение, как плавное скольжение, и еще три движения, характерные для ухаживания, лежат вблизи третьего фактора. Таким образом, второй фактор может быть назван «нерепродуктивным», а третий — фактором полового поведения.

Некоторые из видов активности (например, удары головой, преследование, бегство, плавное скольжение) имеют очень высокие нагрузки на один из факторов, тогда как их нагрузки на другие факторы практически равны нулю. Другие же виды активности могут иметь положительную нагрузку сразу на несколько факторов; таким образом, они зависят от двух или более факторов. Например, удары с поворотом и толчки имеют положительные нагрузки на первые два фактора, т. е. их можно рассматривать как выражение одновременно агрессивной и «нерепродуктивной» тенденций. Вторая тенденция, очевидно, неоднородна; различные виды активности были сведены на диаграмме под названием «нерепродуктивной» активности просто потому, что их можно, как правило, наблюдать в отсутствие полового или агрессивного поведения. Этим мы невольно показали, что для более глубокой интерпретации результатов факторного анализа требуются дополнительные источники информации (см. также [1885]). Кроме того, следует подчеркнуть, что результаты фактор-

ного анализа определяются подходом, принятым относительно исследуемой ситуации, и зависят от типов выделенных форм движений.

Такого рода анализ позволяет расположить те виды активности, векторы которых имеют положительную нагрузку на два фактора, в виде ряда в порядке возрастания нагрузки на один и убывания на другой фактор. Например, агонистические движения можно расположить в зависимости от увеличения нагрузок на фактор «агрессивности» и уменьшения нагрузок на «нерепродуктивный» фактор в следующем порядке: бегство — толчки — удары с поворотом — удары головой — преследование (рис. 138).

Таким образом, факторный анализ выступает как ценное дополнение к применявшимся ранее оценкам множественной мотивации. Другим примером может служить исследование «щелкания клювом» у цапли *Ardea cinerea*, проведенное Берендсом и ван дер Цингелем [110]. Не следует, конечно, забывать, что этот метод сопряжен со всеми теми трудностями, о которых говорилось выше, см. стр. 399. Кроме того, сам по себе он не дает никакой информации о природе факторов.

В приведенных выше примерах корреляции между различными видами активности определялись путем исследования последовательностей поведенческих актов. Другой подход состоит в оценке силы, интенсивности или продолжительности различных типов активности у большого числа особей.

В этом случае в основе анализа лежат корреляции между названными параметрами. Например, Белл [222] рассмотрел 37 различных параметров поведения новорожденных детей; в результате факторного анализа было выявлено 5 простых ортогональных факторов, обозначенных как активация, глубина сна, чувствительность, интеграция раздражений полости рта и положение плода. В данном случае эти факторы являются индивидуальными характеристиками, а не характеристиками мотивационного состояния.

Комбинирование факторов, контролирующих демонстрации

Наиболее прямой подход, позволяющий анализировать демонстрации, заключается в экспериментальных воздействиях на предполагаемые тенденции, лежащие в их основе. Например, Блартон-Джонс [285] выделил раздражители, заставлявшие пару ручных канадских казарок *Branta canadensis* нападать на экспериментатора или бежать от него; когда он предъявлял эти раздражители совместно, казарки принимали угрожающие позы. Впоследствии он систематически применял этот метод, исследуя демонстрации угрозы у большой синицы *Parus major*. Работая с ручными птицами, он выявил раздражители, которые вызывали нападение (карандаш, просунутый между прутьями клетки), бегство (маленькая электрическая лампочка) и пищевое поведение (протянутый в пинцете корм). Эти раздражители усиливали три группы изменяющихся совместно реакций, которые, судя по дан-

ным, полученным при помощи метода, аналогичного описанным в предыдущих разделах, контролировались тремя самостоятельными группами причинных факторов. Комбинируя затем эти раздражители, он создавал искусственные конфликтные ситуации. Например, если вместе с раздражителем, вызывающим нападение, предъявлять раздражитель, вызывающий бегство, то реакция нападения ослабевает, но увеличивается частота угрожающих демонстраций. Если уровень реакции нападения был не слишком высоким, то раздражитель, вызывающий бегство, увеличивал частоту одной из угрожающих демонстраций (угрожающая поза с поднятой вверх головой, см. рис 128, *А*); как показывают наблюдения, эта демонстрация в отличие от других связана с более сильной тенденцией к бегству.

Таким образом, мы видим, что многие сложные виды активности при угрозах и ухаживании у птиц и рыб можно в основном понять, исходя из предположения, что они связаны с двумя или более тенденциями к несовместимым типам поведения[1].

Хотя ни один из описанных методов сам по себе не может дать окончательного ответа, в большинстве проведенных исследований они применялись комплексно, и полученные результаты взаимно подтверждают друг друга. Вероятно, наиболее последовательно и критически применил эти методы Блартон-Джонс [286], исследуя демонстрации угрозы у большой синицы; он обнаружил, что не только результаты различных методов наблюдения, но также результаты наблюдений и эксперимента хорошо согласуются между собой.

Следует помнить, что «тенденции», как мы подчеркивали в разд. 16.1,— это всего-навсего промежуточные переменные; поэтому, хотя мы и пользуемся этим понятием при различных методах анализа, отсюда не следует, что их можно рассматривать как некие физические сущности (ср. разд. 8.1). Кроме того, этот тип анализа не универсален, поскольку не все виды демонстраций можно объяснить с его помощью; например, в ряде случаев все элементы демонстрации коррелируют между собой, так что нет необходимости постулировать две группы факторов, осуществляющих над ними контроль ([2224]; см. также [2609]). Тем не менее анализ, основанный на предположении о существовании конфликтных тенденций, несомненно, многое дает для понимания большинства форм демонстрационного поведения.

Хотя в рассмотренных примерах речь шла о конфликтных тенденциях к нападению, бегству или половому поведению, арсенал тенденций, разумеется, этим не исчерпывается. Например, демонстрация угрозы у большой синицы может зависеть от тенденции «замереть на месте», какова бы ни была ее природа. О том же говорил

---

[1] Ниже мы приводим основные работы по этому вопросу. По рыбам [109, 128—130, 722, 1313, 1871, 2574]; по птицам [49, 52, 115, 339, 482, 483, 486, 533, 1040, 1041, 1044, 1047, 1226, 1288, 1411, 1423—1425, 1521, 1522, 1608, 1649, 1785, 1790, 1792, 1798, 1807—1810, 1813, 2083, 2273, 2296, 2297, 2389, 2390, 2393, 2639].

ранее Тинберген [2393], показавший, что демонстрация «отворачивания друг от друга» у обыкновенных моевок *Rissa tridactila* возникает, когда тенденция к бегству противопоставлена тенденциям нападать, оставаться на гнезде или образовать пару с другой птицей (см. также [706]). Даже при ухаживании обнаруживаются самые разные тенденции — к постройке гнезда, пению, половому поведению, выпрашиванию корма, а часто, вероятно, также другие тенденции (см., например, [49, 52, 486, 1424, 2273]). Такие демонстрации, как демонстрации отвлечения и окрикивания хищника [68, 69, 1043, 2219] и церемонии передачи гнезда, также, как было показано, зависят от противоположных мотиваций. Однако из всего сказанного не следует, что любые демонстрации, за исключением внутривидовых коммуникационных сигналов, определяются конфликтными тенденциями. Когда птица поет или кормит своего брачного партнера, роль конфликта в этих ситуациях весьма незначительна.

Кроме того, даже в тех случаях, когда имеет место конфликт, интерпретация сигнала животным, к которому относится демонстрация, может зависеть не только от характера самого сигнала, но также от ситуации, в которой он возникает. Например, у многих видов чаек «покачивание головой» встречается в трех различных ситуациях: у взрослой самки, выпрашивающей пищу у самца; у самца и самки во время демонстраций перед спариванием; при враждебных стычках [1812, 2393]. Для этих трех ситуаций общим является конфликт между тенденцией к избеганию и какой-то другой тенденцией, включающей приближение к другой особи. Как именно реагирует чайка, воспринимающая эту демонстрацию, зависит от ситуации.

16.4. УГРОЗА И УХАЖИВАНИЕ У ДРУГИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

До сих пор неясно, насколько все эти принципы применимы к поведению амфибий (см., например, [769]). Дж. Рэбб и М. Рэбб [1968] пытались анализировать ухаживание у некоторых видов земноводных, используя концепцию «взаимодействия побуждений». У некоторых рептилий поведение ухаживания, несомненно, включает агрессивные компоненты (см., например, [635, 1299]).

На млекопитающих было проведено значительное число исследований, имевших целью показать, что в ряде демонстраций большую роль играют у них противоположные мотивационные факторы. Например, на рис. 135 показано изменение позы угрозы у кошки в зависимости от тенденций к нападению или бегству от соперника; характер изменения позы зависит от абсолютной или относительной силы этих двух тенденций [1516]. На рис. 136 приведены результаты аналогичного анализа — различных положений хобота у слона [1419, 1421]. Темброк [2340, 2341] считает, что демонстрации угрозы у лисицы определяются «наложением» тенденций к нападению и защите под влиянием торможения, определяемого присутствием другой особи, а Уолтер [2493, 2494] указал, что в поведении окапи перед спарива-

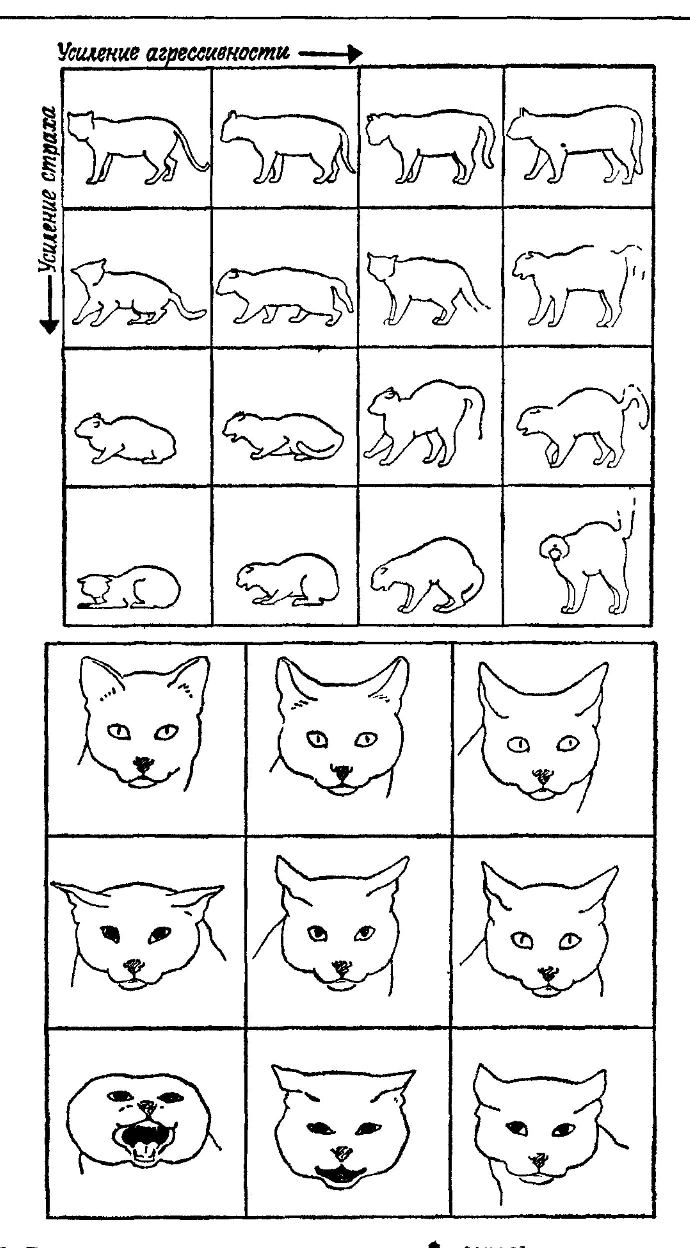


Рис. 135. Выражение угрозы и страха у кошек [1516].

В каждой таблице степень страха возрастает сверху вниз, а агрессивности — слева направо.

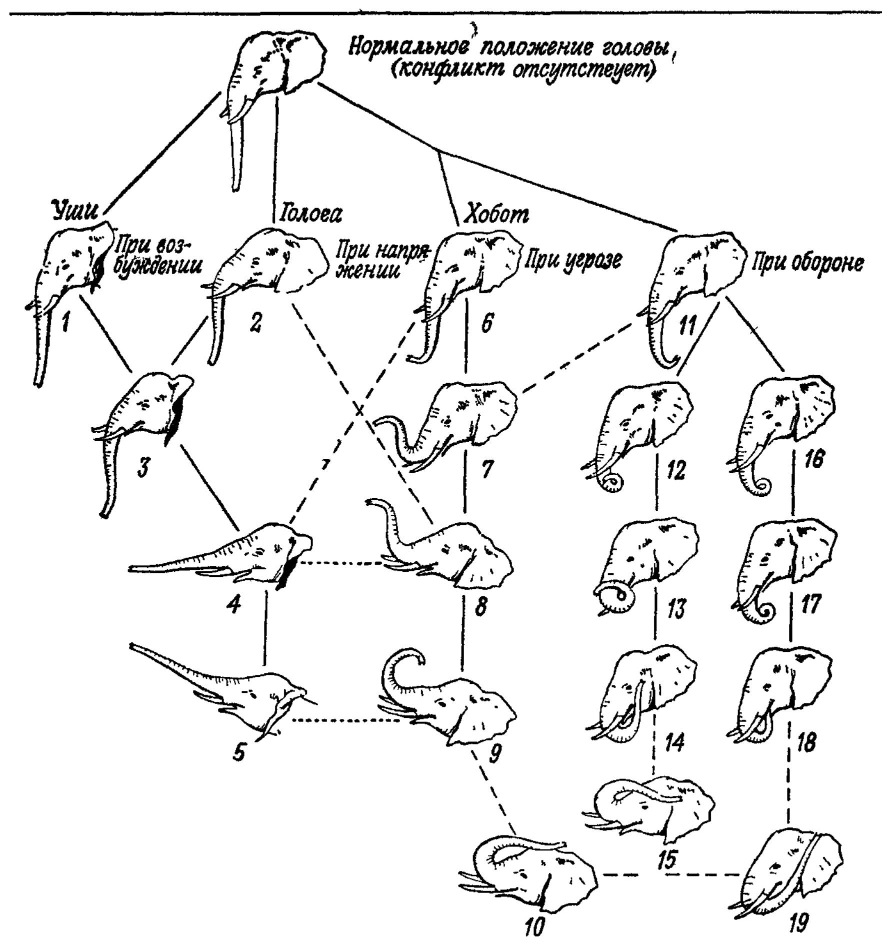


Рис. 136. Положения головы, хобота и ушей у слона при агрессии, страхе и угрозе [1421].

Кюме интерпретирует позы следующим образом: агрессивность возрастает от *1* к *4* Загнутый вперед кончик хобота (*6*) связан с активностью или яростью, загнутый назад (*11*) — с торможением или со страхом. Положение *9*, принимаемое, когда угрожает буйвол, указывает на некоторое торможение агрессивности по сравнению с *4* или *5* Аналогично в положении *14* преобладает решительность, а в *16*, *17*, *18* — страх. Закинутый вверх хобот в *10* и *15* указывает на бóльшую решительность, чем в *19*. Если одновременно с этими положениями хобота подняты голова и уши, то это указывает на возросшую агрессивность.

нием большую роль играют изменения статуса доминирования. У всех видов грызунов, исследованных Эйбл-Эйбесфельдтом [633], Грантом и Макинтошем [845], а также Грантом [844], во время столкновений с представителями своего вида наблюдалась амбивалентность тенденций к бегству, агрессии или брачному поведению (см. также [1906, 1907]). У полевок [1274], мышей [777], газелей Гранта (*Gazella granti*) [2495] и различных приматов [1069, 1128, 1129, 1656, 2066

2069] движения во время демонстраций также удается истолковать при помощи принципа амбивалентности, причем у приматов особенно важную роль начинает играть выражение лица [1128, 1129]. Если у птиц и рыб различные сигнальные движения во время демонстраций имеют дискретный характер (см. разд. 17.4), то у млекопитающих они часто изменяются непрерывно, постепенно переходя друг в друга. На рис. 137 приведен пример такого рода, иллюстрирующий

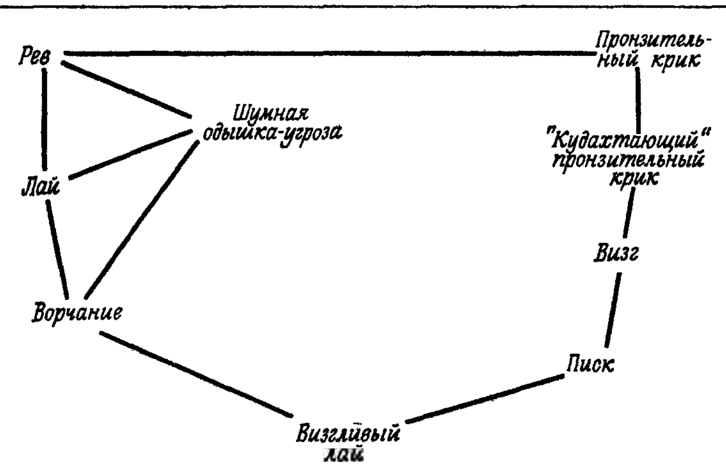


Рис. 137. Связь некоторых криков, издаваемых макаками-резусами в агонистических ситуациях [2066].

Линиями соединены те виды сигналов, между которыми были обнаружены звуки промежуточного характера. Указанные звуки издаются в следующих ситуациях: рев издает уверенная в себе обезьяна, угрожающая другой, более низкого ранга; шумная одышка-угроза — сигнал, издаваемый менее уверенным животным, желающим во время нападения заручиться поддержкой других членов группы; лай обычно издается при угрозе, когда обезьяна недостаточно агрессивна, чтобы напасть на животное, которому угрожает; ворчание издает слегка встревоженное животное; визгливый лай — видовой крик тревоги — в естественных условиях издается, вероятно, при виде хищника; пронзительный крик очень характерен, звучит сначала на очень высокой ноте, затем резко обрывается, издается животным, которому угрожает животное высокого ранга, а также возбужденным или сильно встревоженным животным; «кудахтающий» крик издает животное, когда ему угрожает сородич; визг издает побежденное животное, искусанное во время драки; писк издает защищающееся во время драки животное, силы которого на исходе.

изменения звуковой сигнализации макак-резусов в агонистических ситуациях; такая непрерывность перехода, по-видимому, делает возможным передачу более тонких нюансов информации (см., например, [1656]).

Однако не следует полагать, что любые движения, которые можно наблюдать у млекопитающих во время демонстраций и групповых коммуникаций, связаны с конфликтом. В некоторых случаях правомерно говорить не о конфликте, а о фрустрации. В других случаях, например при маркировании пахучими веществами и чистке шерсти, и вовсе нет никакой необходимости прибегать к понятиям конфликта или фрустрации [53].

Более того, как полагает Эндрю [55], некоторые движения конфликтной ситуации отражают сущность конфликта не потому, что их компоненты непосредственно связаны с той или иной из конфликтных тенденций, а более косвенным путем. Например, лемуры при угрозе поднимают хвост — это, по-видимому, указывает на то, что они испытывают страх лишь в незначительной степени и настроены очень агрессивно. Однако попробуем рассмотреть все ситуации, в которых встречается поза с поднятым хвостом. Оказывается, что она связана с «сильным облегчением позных рефлексов», а поскольку подчиненные животные стараются продемонстрировать ослабление тонуса этих рефлексов, эта поза, если она связана с угрозой, наблюдается только у животных, которые намерены напасть.

Эндрю [55, 56] считает также, что многие мимические движения у приматов возникли (в процессе эволюции) из защитных реакций, которые служили для предохранения основных органов чувств и других чувствительных участков от вредного воздействия источника раздражения. Эндрю считает, что причинная основа этих реакций в процессе эволюции не изменилась. Такие защитные реакции, конечно, связаны с тенденцией к бегству. Эндрю также выдвинул предположение, что многие крики приматов связаны с реакцией тревоги (реакция ориентации, см. разд. 6.4); цель этой реакции — ориентировать основные органы чувств в сторону объекта, вызывающего тревогу. Ван Хоофф [1129] сомневается в том, что защитные реакции выполняют такие функции; хотя возможно, что в жестикуляции приматов, связанной с общением, такие реакции играют большую роль, чем у видов, стоящих ниже в филогенетическом ряду, следует согласиться, что многие другие выразительные движения приматов, как жесты, так и крики, связаны с определенным соотношением тенденций к нападению, бегству и половому поведению.

Браун и Ханспергер [355] не согласны с предположением, что угрожающее поведение определяется двойственной мотивацией. В своих экспериментах они вызывали у кошек агонистическое поведение прямым электрическим раздражением центральной нервной системы и обнаружили, что угрозу можно вызвать, раздражая в каждый данный момент только какой-либо один участок мозга. Отсюда они сделали вывод, что угрожающее поведение не может быть связано с двойственной мотивацией. Однако их результаты могут объясняться тем, что либо «мотивационные» механизмы нападения и бегства, либо механизмы, координирующие угрожающее поведение, находятся в пределах действия электрического раздражения. Большая же часть остальных данных, полученных Брауном и Ханспергером, вполне согласуется с интерпретацией на основе двойственной мотивации. Они обнаружили, что 1) такие реакции, как угроза — нападение, угроза — бегство, могут быть вызваны раздражением смежных участков мозга; 2) при раздражении участков, расположенных более каудально, реакция становится менее агрессивной, а число элементов поведения избегания увеличивается; 3) степень

агрессивности поведения угрозы, вызванного раздражением любого участка мозга, зависит от силы раздражения и от предъявляемого внешнего объекта. Все эти факты можно объяснить, если предположить, что существуют частично перекрывающиеся системы, контролирующие нападение и бегство, и другие факторы, влияющие на регуляцию равновесия, вызванного раздражением в любой точке.

Фон Хольст и фон Сент-Пауль [1120], работая с домашними курами, получили результаты, значительно отличающиеся от приведенных выше. Они обнаружили, что, раздражая электрическим током определенный участок стволового отдела мозга, можно вызвать у петуха двигательное возбуждение. Когда во время раздражения петуху показывали чучело хорька, он свирепо нападал на чучело. Если электрическое раздражение продолжали и после нападения, то петух сразу же обращался в бегство. Таким образом, раздражение одной и той же точки одновременно с предъявлением внешнего раздражителя вызывает как нападение, так и бегство.

Браун и Ханспергер приводят еще один аргумент. Точка зрения о двойственности мотивации угрожающего поведения связана с допущением, что нападение и бегство взаимно тормозят друг друга. Эти авторы обнаружили, что раздражение области, связанной с избеганием, усиливает или ускоряет проявление угрозы — нападения, вызванной при раздражении соответствующей области мозга. Браун и Ханспергер пишут: «Полученные результаты показывают, таким образом, что области избегания и угрозы — нападения не оказывают друг на друга *взаимного* тормозного воздействия». Однако интерпретировать такие отрицательные результаты следовало бы с осторожностью. Прежде всего следует отметить, что Браун и Ханспергер при раздражении различных отделов мозга ни разу не наблюдали «чистого нападения», отмечавшегося другими исследователями (см., например, [1587, 2509], а также [15], данные по голубям). Более того, Адамс [1] зарегистрировал в некоторых нейронах среднего мозга кошек потенциалы действия, связанные с агрессивным поведением. Далее, результаты опытов по одновременному раздражению различных участков мозга достаточно изменчивы. Эггер и Флинн [628] обнаружили, что раздражение амигдалы не приводит к заметным изменениям поведения, но приводит, в зависимости от места раздражения, к облегчению или подавлению реакции нападения, вызванной при одновременном раздражении гипоталамуса.

Рауэлл ([2060]; см. также Браун [353]) также подверг критике концепцию Брауна и Ханспергера. Разумеется, желательно использовать при выдвижении гипотез о механизме поведения и физиологические данные (гл. 1), однако следует с осторожностью относиться к попыткам пересматривать гипотезы, полезные на поведенческом уровне, на основании физиологических данных, для интерпретации которых в свою очередь требуются значительные принципиальные допущения.

16.5. ПРИРОДА КОНФЛИКТОВ ПРИ ДЕМОНСТРАЦИИ

Мы предполагали до сих пор, что если несовместимы тенденции, то несовместимы и соответствующие группы реакций; так, несовместимы все реакции, связанные с нападением, бегством и половым поведением. В основе этого предположения в конечном счете лежало допущение, что реакции любого поведения можно разбить на группы и что можно обнаружить такие серии ситуаций, в которых реакции одной группы появляются все реже или становятся менее заметными, тогда как реакции другой группы начинают, наоборот, преобладать; например, по мере того как самец пересекает границу и оказывается на чужой территории, элементы нападения отмечаются все реже, а элементы бегства встречаются все чаще. Однако мы также видели, что элементы поведенческих реакций, связанные с несовместимыми тенденциями, могут встречаться одновременно, например в позах, которые животное принимает во время демонстраций. Возникает, таким образом, вопрос, о какой несовместимости идет речь: о несовместимости основных тенденций или же неких основных первичных элементов поведения? Этот вопрос в какой-то мере перекликается с обсуждением концепции единого побуждения в гл. 8.

Эндрю [45], критикуя общепринятую ранее точку зрения, согласно которой в конфликтных ситуациях имеет место несовместимость тенденций к соответствующим группам реакций, пишет: «при прогнозировании поведения было бы точнее и полезнее говорить, что существуют тенденции к двум группам реакций и что некоторые из реакций каждой группы несовместимы». Он основывает свою точку зрения на данных о том, что несовместимость двух реакций не зависит от «побуждений», выражением которых они служат. Так, у воробьиных птиц подергивание хвостом при прыжках с ветки на ветку встречается, когда они хотят одновременно и улететь, и подойти боком, а также когда они усаживаются рядом с кормушкой, из которой кормится более сильный, внушающий опасение соперник. В последнем случае у птицы проявляются тенденции приблизиться (пищевая реакция) и улететь прочь (реакция страха). Общим для обеих ситуаций фактором является конфликт между двумя типами локомоций, один из которых обязательно связан с полетом. Точно так же крики, издаваемые дроздом *(Turdus merula)* в конфликтной ситуации типа «избегание — приближение» при окрикивании совы, зависят от стремления лететь при виде пугающего объекта, но не зависят от того, направлен полет к сове или от нее [51].

Винкема [2583] также не согласен с тем, что несовместимы основные побуждения или тенденции. Он подчеркнул, что в ряде исследований, поддерживающих эту точку зрения, побуждение оценивалось только по одной переменной; например, в качестве показателя полового побуждения самца колюшки рассматривается лишь частота зигзагов в его зигзагообразном танце. Результаты тщательного анализа репродуктивного поведения горчака, полученные самим

Випкемой, представлены на рис. 138. Он обнаружил, что для нескольких групп реакций, которые можно обозначить как половые реакции, нападение или бегство, имеются некоторые общие внешние и внутренние факторы. Соответствующие внутренние механизмы он обозначил как *П*, *А* и *Б* Расходящиеся от них линии указывают на взаимоотношения, которые оцениваются при помощи факторного анализа (см. разд. 16.3) и других методов. Цифры справа обозначают различные формы наблюдаемого поведения. Одни из этих взаимоотношений положительны, другие отрицательны, а некоторые нейтральны; например, усиление факторов агрессивности приводит к увеличению частоты преследований (*9*), уменьшению частоты подергивания хвостом и ведения к гнезду (лидирование) (*5* и *6*) — движений, характерных для ранних стадий ухаживания,— но на чисто половое движение, «скольжение» (*2*), не оказывает никакого воздействия. Таким образом, рассмотренные взаимоотношения нельзя объяснить на основе представления о взаимном тормозящем влиянии основных тенденций, каждая из которых связана с ограниченным числом поведенческих реакций.

О том, какую осторожность следует соблюдать при попытках сформулировать обобщения о природе конфликтов, связанных с демонстрациями, можно судить по наблюдениям Блартон-Джонса [286] над большой синицей. Все четыре исследованные демонстрации («голова вниз», горизонтальная поза, «голова вверх», см. рис. 128, *А*, и распластанные крылья) зависят от раздражителей, вызывающих нападение, а не от раздражителей, вызывающих приближение. Обычно эти демонстрации наблюдаются в случае несостоявшегося нападения, которому помешали факторы, вызывающие бегство; эти факторы могут приостановить нападение, даже не приводя к отступлению. Действительно, в большинстве случаев действие факторов, вызывающих бегство, состоит просто в предотвращении нападения; угрозы могут усиливаться либо в том случае, когда раздражители, вызывающие нападение, действуют одновременно с раздражителями, вызывающими бегство, либо когда раздражитель, вызывающий нападение, помещен за проволочной сеткой и поэтому недоступен. В последнем случае, однако, относительное число демонстраций «голова вверх» не увеличивается. Это наводит на мысль, что демонстрация «голова вверх» отличается от других демонстраций в том отношении, что она связана в большей степени именно с бегством, а не только с блокированием нападения. Действие раздражителя, приводящего к бегству, направлено не просто к тому, чтобы птица оказалась вне пределов досягаемости противника; другой раздражитель (например, пища у другой стенки клетки), отвлекающий птицу от объекта нападения, не ослабляет нападения, так как это свойственно раздражителю, вызывающему бегство, однако так же, как и этот последний, усиливает демонстрации угрозы. Исследуя все многообразие обстоятельств, в которых встречаются те или иные элементы демонстраций, Блартон-Джонс пришел к заключению, что некоторые

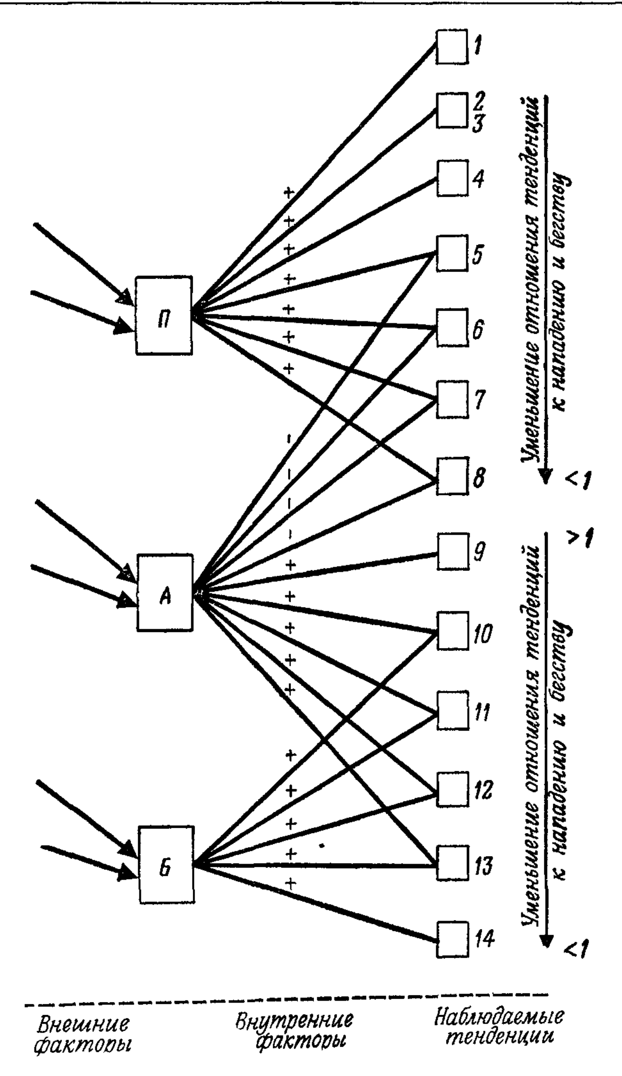


Рис. 138. Диаграмма репродуктивного поведения горчака [2583].

П, *А* и *Б* — символизируют внутренние механизмы (*П* — половое поведение; *А* — агрессия; *Б* — бегство), лежащие в основе временных связей и частоты различных движений, изображенных справа (*1* — откладывание икры и оплодотворение; *2* — быстрое скольжение; *3* — касание; *4* — поза головой вниз; *5* — сгибание хвоста; *6* — лидирование; *7* — трепетание; *8* — следование; *9* — преследование; *10* — удары головой; *11* — удары с поворотами; *12* — броски; *13* — согласие; *14* — бегство). Стрелки, направленные к *П*, *А* и *Б*, символизируют внешние факторы, активирующие эти механизмы. Агонистические движения расположены сверху вниз в порядке убывания отношения *А*/*Б*, как было выявлено факторным анализом. В соответствии с данными экспериментами возрастание тенденции к нападению(агрессивность) связано с подавлением некоторых (но не всех) видов половой активности.

из них зависят от конфликта между тенденциями бежать, нападать или оставаться на месте, а не от локомоций, которые их сопровождают. Так, поднятие хохолка зависит не от того, куда перемещается животное, а от тенденции к бегству. Напротив, «повороты» определяются конфликтом между попытками двигаться в противоположные стороны независимо от причин, вызвавших передвижение (ср. Эндрю, цит. выше). Наконец, некоторые компоненты зависят от конфликта между одной группой факторов и любой другой, блокирующей их; например, поднятие хохолка связано с конфликтом между бегством, стремлением остаться на месте или приблизиться, а не между бегством и стремлением к нападению как таковому.

Во всяком случае, проводя такого рода анализ, всегда следует остерегаться слишком прямолинейных выводов. Тенденции, о которых мы говорили, —это всего лишь промежуточные переменные, и, хотя, как показала практика, этот метод весьма полезен, ибо позволяет более строго проанализировать такое сложное явление, как демонстрационное поведение, не следует забывать, что его успех зависит от корреляций между исследуемыми единицами (последовательные элементы поведения или одновременно присутствующие компоненты демонстраций). Там, где отсутствуют такие корреляции, следует переходить к более дробным группам единиц или к отдельным компонентам. Приведем другой пример. Триумфальная церемония у серых гусей, наблюдаемая после нападения одного из членов группы на действительного или мнимого противника (рис. 139), заключает в себе конфликт между двумя реакциями или тенденциями к реакциям. Первая из этих реакций, раскачивающаяся походка (рис. 139, слева вверху и *5*), сама связана с конфликтом между тенденциями бежать и остаться на месте рядом с другой особью (особями). Ее возникновение зависит от близости дружественного партнера и присутствия незнакомца. В этой ситуации часто имеется дополнительная тенденция к агрессии. Вторая реакция, гоготанье (рис. 139, *6*), изменяется одновременно с изменением тенденции остаться в группе или вместе с брачным партнером; поза гуся при этом напоминает позу, которую он принимает во время настоящей атаки (рис. 139, *2*), хотя и не связана у этого вида с тенденцией к нападению. Таким образом, триумфальная церемония в целом связана со стремлением выполнить две стереотипные последовательности движений, одна из которых в свою очередь также определяется конфликтными тенденциями ([706]; см. также работу [2322], посвященную анализу факторов, определяющих поднятие спинного плавника у колюшки).

Вопрос о несовместимости стереотипных последовательностей движений еще раз будет рассмотрен в следующей главе. Здесь же следует подчеркнуть, что несовместимость не только тенденций, но даже реакций не обязательно предполагает физическую несовместимость их результатов. Даже когда мы описываем конфликтную ситуацию, прибегая к понятиям «приближение — избегание»,— это не более чем удобные для описания ситуации термины; торможение может

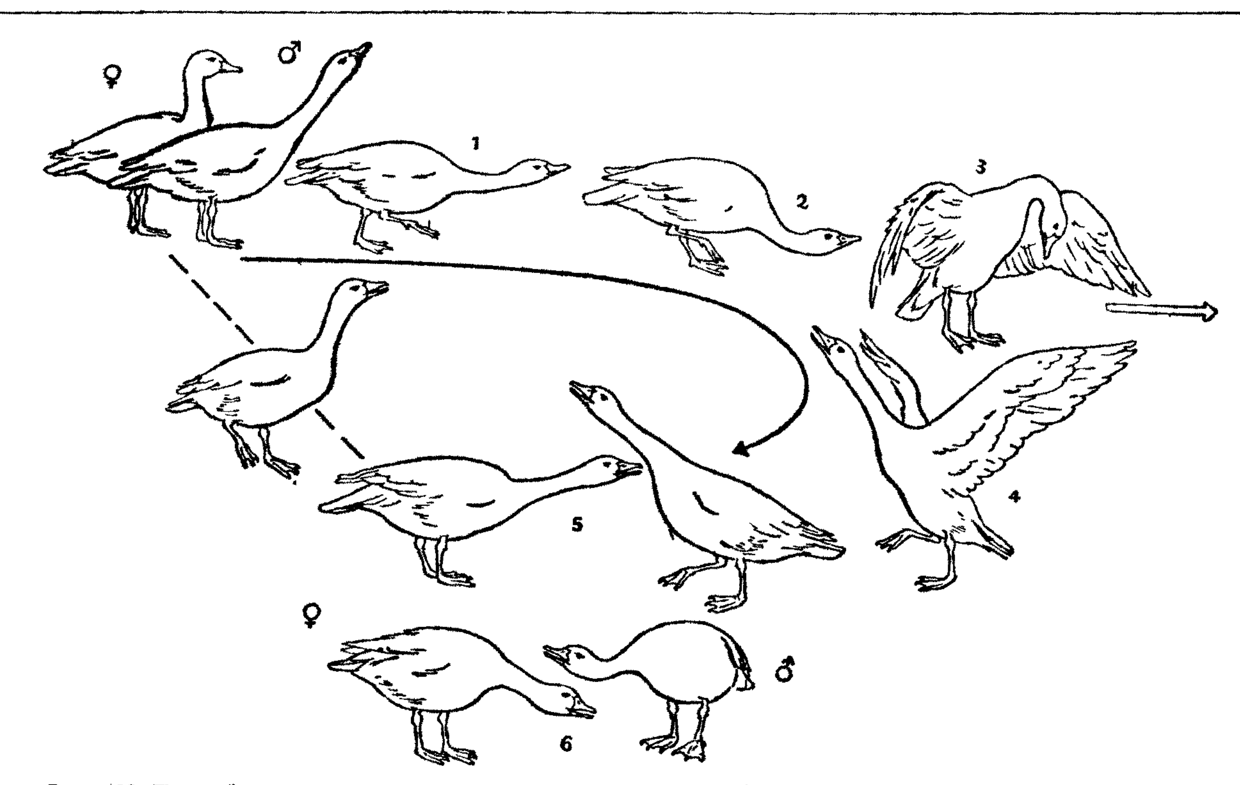


Рис. 139. Триумфальная церемония серого гуся (*Anser anser*) [706].
Толстая стрелка указывает положение реального или мнимого врага. Объяснения см. в тексте.

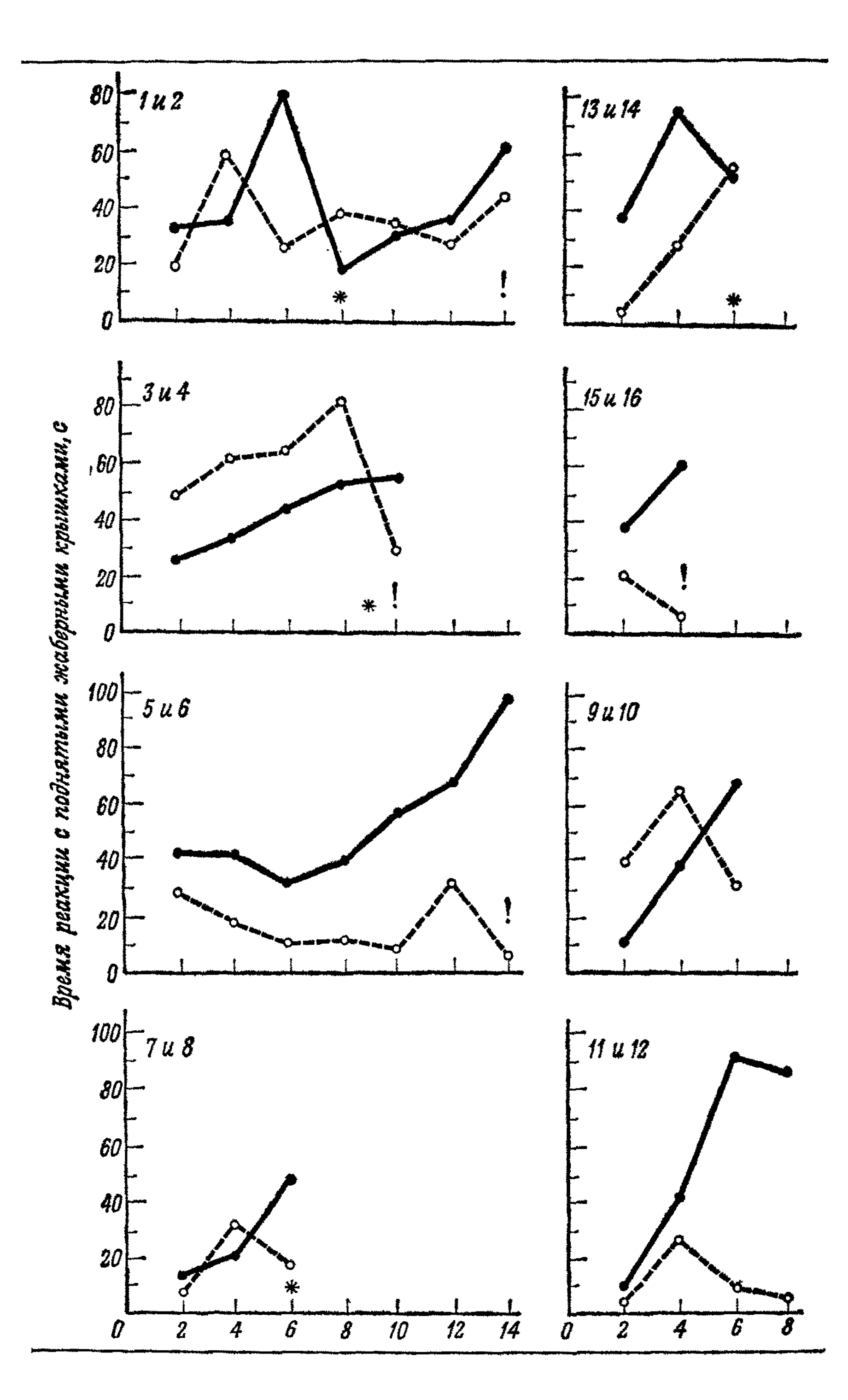
определяться физиологическими факторами. Обнаружив несовместимость реакций, не следует делать вывод, что физиологический механизм этой несовместимости связан с осуществлением реакции; несовместимость может быть связана, например, с механизмами избирательного внимания (гл. 5 и 6).

Далее, как мы уже видели, несовместимость — понятие относительное. При низкой или средней интенсивности двух тенденций виды активности, связанные с каждой из них и проявляющиеся в данный промежуток времени, могут не зависеть от силы противоположной тенденции. Если же одна из тенденций достаточно сильна, то она может оказать подавляющее действие на те виды активности, которые связаны с другой тенденцией ([2583], см. также разд. 17.1). Выявленные таким образом взаимоотношения зависят отчасти от условий исследования.

16.6. ПОБЕДА В СТЫЧКАХ

В естественных условиях при столкновениях между двумя владельцами территории настоящие драки происходят редко и победитель устанавливается без кровопролития. Какие же черты поведения каждой из особей определяют, кто выйдет победителем? Иногда наблюдатель может с самого начала предсказать результат на основании относительных размеров или энергии противников, но часто этого сделать не удается. Один из таких случаев, а именно агрессивные демонстрации сиамских бойцовых рыбок, подробно описан Симпсоном [2224].

Как отмечалось выше, у этого вида между некоторыми элементами демонстрации угрозы наблюдается тесная корреляция, и поэтому для того, чтобы понять сами движения во время демонстраций, нет необходимости постулировать существование конфликтных тенденций. При стычках противники попеременно становятся то боком, то головой друг к другу (рис. 132). Когда рыбы стоят «нос к носу», они почти всегда поднимают в этом случае жаберные крышки; когда же они стоят друг к другу боком, они могут плавно поводить хвостовыми плавниками и бить хвостом воду. Когда пытаются драться два самца, разделенные прозрачной перегородкой, большую часть времени то один, то другой из них стоит боком к экрану; тогда другой стоит головой к нему; несколько меньше времени обе рыбы стоят друг к другу боком и совсем редко — напротив. В общем чередовании поз боком или головой к экрану наблюдается определенная закономерность отношений между компонентами этих поз у обоих животных. Например, частота ударов хвостом увеличивается, когда у противника растопырены жаберные крышки, причем максимальная частота ударов хвостом обычно приходится на тот момент, когда противник снова опускает жаберные крышки. Это позволяет предположить, что каждая из рыб на удары соперника хвостом реагирует, опуская жаберные крышки и поворачиваясь к нему боком.



Время реакции с поднятыми жаберными крышками, с
1 и 2
13 и 14
3 и 4
15 и 16
5 и 6
9 и 10
7 и 8
11 и 12

По мере продолжения стычки частота поднятия жаберных крышек, ударов хвостом и укусов постепенно увеличивается даже у тех рыб, которые угрожают собственному отражению в зеркале. Поведение обоих соперников в очень большой степени взаимозависимо: когда один из них бьет хвостом, это делает и другой, а когда один наносит укус, другой тоже кусает. Первоначально время, проведенное с поднятыми жаберными крышками, у обоих соперников увеличивается параллельно, и лишь к концу драки «счет» перестает быть равным (рис. 140). В продолжение же большей части сражения каждая из рыб каким-то образом «уравнивает» время демонстрации с поднятыми жаберными крышками, с временем, которое затрачивает на это соперник. Симпсон предположил, что при этом каждая рыба «реагирует изменением последующей готовности опустить свои жаберные крышки в зависимости от времени, в течение которого у соперника они подняты, а также, вероятно, от того, как реагирует партнер опусканием жаберных крышек на боковую стойку соперника. Например, если первоначально соперник опускал жаберные крышки в ответ на один удар хвостом первой рыбы, а теперь для этого она должна ударить хвостом дважды, то и ее реакция на время, когда он опускает жаберные крышки в ответ на ее демонстрацию, может в свою очередь потребовать более сильной стимуляции. К концу демонстрации одна из рыб неуклонно продолжает увеличивать продолжительность периодов демонстрации с поднятыми жаберными крышками, несмотря на дальнейшее увеличение продолжительности боковых демонстраций соперника, а соперник «уступает», когда не может больше контролировать поднятие жаберных крышек у противника. В этом кратком описании опущены многие из сложностей, обнаруженных в детальном исследовании Симпсона, но и приведенный отрывок убедительно показывает, что победа в сражении определяется чем-то более сложным, нежели простой демонстрацией силы соперников, поскольку каждая рыба реагирует на ритм демонстрации соперника, сравнивая его со своим собственным.

16.7. ВЫВОДЫ

1. Когда говорят, что у животного наблюдается тенденция вести себя определенным образом, при этом подразумевают, что имеются данные о наличии причинных факторов рассматриваемого поведения. В естественных условиях в каждый данный момент существует одновременно несколько тенденций; такая ситуация описывается как конфликтная.

Рис. 140. **Стычки между парами сиамских бойцовых рыбок [2224].**

Цифры вверху слева на каждой диаграмме — номера пар рыбок. Каждая диаграмма относится к одной стычке; на ней показано, сколько секунд в течение каждого из последовательных 2-минутных периодов стоял с поднятыми жаберными крышками победитель (черные точки и сплошная линия) и побежденный (светлые кружки и пунктирная линия),* — первый 2-минутный период, когда был отмечен быстрый обмен укусами, ! — 2-минутный период не закончен, но измеряемое время пропорционально изменено.

2. Большинство конфликтных ситуаций быстро разрешается.

3. Некоторые виды конфликтных ситуаций могут быть описаны как результат стремления двигаться одновременно в противоположные стороны. Положение равновесия в конфликте типа «приближение — приближение» неустойчиво, тогда как в конфликте «избегание — избегание» или «приближение — избегание» оно устойчиво.

4. Позы угрозы и ухаживания у птиц и рыб можно объяснить, если предположить наличие конфликтных тенденций к несовместимым типам поведения. Характерно, что угроза включает тенденции к нападению и бегству, тогда как ухаживание связано с тенденциями к бегству, нападению и половому поведению по отношению к брачному партнеру. Однако у многих видов определенную роль могут играть и другие тенденции.

5. О том, что позы ухаживания и угрозы возникают при наличии конфликтных тенденций, свидетельствуют данные, полученные при изучении соответствующих ситуаций, поведения, сопровождающего демонстрацию, поведения до или после демонстрации, а также при анализе элементов, составляющих демонстрацию. Для оценки данных, полученных при исследовании поведения, предшествующего или сопровождающего демонстрацию, может быть использован метод факторного анализа. Можно также комбинировать обе тенденции экспериментально.

6. Аналогичные принципы применимы также к млекопитающим.

7. Предложенный подход к изучению движений во время демонстрации проведен в основном на поведенческом уровне. Постулировать наличие определенной взаимосвязи между данными по поведению и нейрофизиологическими данными следует с большой осторожностью.

8. Чтобы понять поведение в конфликтных ситуациях, необходимо рассматривать как степень несовместимости тенденций к различным видам активности, так и степень несовместимости различных видов активности или их элементов.

9. Описано, каким образом одна из сиамских бойцовых рыбок выходит победителем во время стычки.

ГЛАВА 17

ПОВЕДЕНИЕ В КОНФЛИКТНЫХ СИТУАЦИЯХ

Когда животных используют в лаборатории для экспериментального изучения поведения, их физиологическое состояние обычно находится под контролем. При этом часто поступают следующим образом: удовлетворяют все основные потребности животного, кроме какой-то одной, с помощью которой экспериментатор пытается направить поведение в требуемое русло. Для естественных условий такое положение, как мы видели, необычно. Большую часть времени животное подвержено воздействию разнообразных факторов, определяющих различные типы поведения, и часто между этими факторами поддерживается тонкое равновесие. В этой главе мы рассмотрим различные типы поведения, встречающиеся в конфликтных ситуациях. Поведенческие категории, которые будут здесь рассмотрены, несомненно, полезны для целей обсуждения, однако, как будет показано, во многих случаях они перекрываются. В этой главе мы ограничимся обсуждением непосредственных реакций; долгосрочные последствия воздействия конфликтных ситуаций обсуждались недавно в работе Кейна [393], который сделал обзор литературы по экспериментальным неврозам у животных (см. также [2533]).

17.1. ПОДАВЛЕНИЕ ВСЕХ РЕАКЦИЙ, КРОМЕ ОДНОЙ

Не вызывает сомнений, что одновременное действие факторов, определяющих два или более типов поведения, чаще всего приводит к подавлению всех видов активности, кроме какой-то одной. О существовании такого торможения известно из многих наблюдений. Так, появление летящего хищника заставляет кормящуюся синицу бросить пищу и искать укрытия. Поскольку обычно большие синицы не улетают от кормушки, пока они не испытывают тревоги, есть основания предположить, что птица продолжала бы кормиться и дальше, если бы не появился хищник. Иными словами, причинные факторы, вызывающие пищевое поведение, вероятно, еще присутствуют, но преодолеваются действием вида хищника. Следовательно, можно сказать, что торможение поведения должно происходить в тех случаях, когда имеются причинные факторы, способные вызвать два (или более) типа поведения, один из которых ослабевает из-за присутствия причинного фактора для другого.

Поскольку на животное обычно одновременно действуют факторы, определяющие не один, а несколько типов поведения, по-видимому,

всегда до некоторой степени возможно торможение одного вида поведения другим. Время, затрачиваемое организмом на многие виды активности, ограничивается необходимостью совершать другие действия. Поэтому одно из важнейших последствий изменения какой-либо мотивационной переменной (гл. 10—15) — это влияние на порядок выбора среди возможных видов активности организма. Например, относительное время, затрачиваемое большой синицей на кормление, возрастает с 70% летом почти до 90% к середине зимы, когда пищу найти трудно, температура низкая, а день короткий, и время, затрачиваемое птицей на отдых и приведение в порядок оперения, соответственно уменьшается [791]. Таким образом, наступление зимы обусловливает увеличение удельного веса пищевого поведения среди прочих видов активности. Более подробно рассмотрен сходный случай (правда, в ином масштабе времени) в исследовании Коттона [470], посвященном влиянию времени голодания на скорость побежек крыс за пищей. Во всех тестах при увеличении времени голодания скорость побежек уменьшалась. Однако, когда исключили все пробы, во время которых животное занималось какой-нибудь другой деятельностью, например обнюхивало дорожку, оказалось, что лишение пищи практически не отразилось на скорости побежек. Этот результат показывает, что важнейшим последствием лишения пищи следует считать усиление предпочтения побежек за пищей всем прочим видам активности. Применив несколько отличную методику, при которой животных обучали и испытывали в ситуациях с различными типами побуждения, Цикала [438] показал, что лишение пищи влияет и на скорость побежки, и на предпочтение этого вида активности.

К сходным выводам пришел Биндра [254]. Отметив, что у каждого организма имеется довольно обширный репертуар разнообразных «действий» (например, ходьба, чистка шерсти, повороты головы, обнюхивание), он предположил, что результат конкуренции между этими действиями можно определить в том случае, если нам известна относительная вероятность их появления; действия, вероятность которых больше, в среднем появляются чаще. Исходя из этого предположения, Биндра описал процесс обучения у крыс как устранение неподходящих реакций (например, таких реакций, как обнюхивание, чистка шерсти и т. д. при побежке) и увеличение относительной вероятности реакций, соответствующих данной задаче. Особенно важны в лабораторных испытаниях реакции на новизну — застывание на месте, бегство, исследование,— которые препятствуют выполнению видов активности, необходимых для решения задачи. Предварительное содержание животного в обстановке опыта уменьшает реакции на новизну [442]. Аналогичная гипотеза была выдвинута Кингом и Гарнеем [1345] для объяснения влияния предшествующего опыта на драки у мышей; эта гипотеза нашла подтверждение в исследованиях Бэнкса [122] (см. разд. 22.4).

Поскольку торможение одного типа поведения другим связано с подавлением той или иной активности и поскольку это подавление

может быть не полным, а лишь частичным, для его выявления может потребоваться тщательный анализ. Некоторые примеры такого анализа можно найти в экспериментах ван Иерсела [1220] и Севенстера [2184], посвященных взаимодействию полового и родительского поведения у трехиглой колюшки. Изучались следующие зависимые переменные: число зигзагов во время брачного танца при предъявлении стандартной самки и время, затрачиваемое на вентилирование гнезда. При вентилировании рыба стоит прямо перед гнездом, головой к входу и двигает хвостом так, словно плывет вперед, а боковыми плавниками так, словно плывет назад. В результате создается

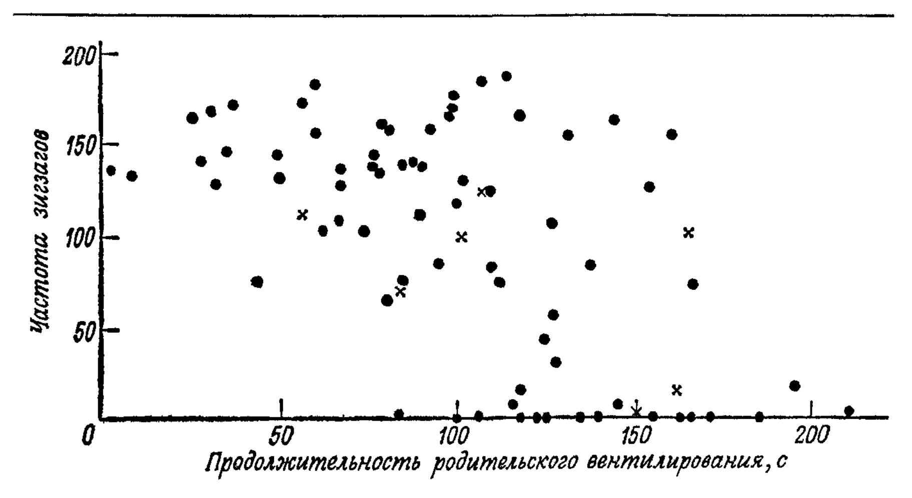


Рис. 141. Зависимость между уровнем «родительского» вентилирования гнезда и частотой зигзагообразных движений при ухаживании в последовательных тестах на половое поведение у трехиглой колюшки [2184].

По оси абсцисс отложена продолжительность родительского вентилирования, усредненная за 15-минутный период до теста на половое поведение

направленный в гнездо ток воды, аэрирующий икру. Рассмотрим некоторые эксперименты. На рис. 141 показана зависимость между вентилированием гнезда на протяжении 15-минутного промежутка времени и числом зигзагов, определенным непосредственно вслед за этим. Из приведенных данных явствует, что обе тенденции в значительной мере независимы друг от друга, однако здесь можно также говорить об отрицательной корреляции: малое число зигзагов всегда соответствует высокому показателю, характеризующему вентилирование. Это позволяет сделать предположение, что сильно выраженное стремление вентилировать гнездо подавляет тенденцию к зигзагообразному танцу. Существование обратного эффекта продемонстрировано следующим образом. Если поставить один за другим два теста с подсаживанием самки, то число зигзагов во втором тесте обычно

больше, чем в первом. Это говорит о том, что первоначальное предъявление стандартной самки (и/или выполнение зигзагообразной реакции) положительно влияет на тенденцию к зигзагообразному танцу и это влияние сохраняется и ко второму тесту (ср. разд. 13.6, 13.7). Сравнение уровня реакции вентилирования до и после теста на половое поведение показывает, как действует эта усилившаяся тенденция к ухаживанию на вентилирование: если число зигзагов в тесте на половое поведение велико, то последующая реакция вентилирования уменьшается (рис. 142). Фактически ослабление вентилирования даже еще более значительно, чем представлено на рисунке,

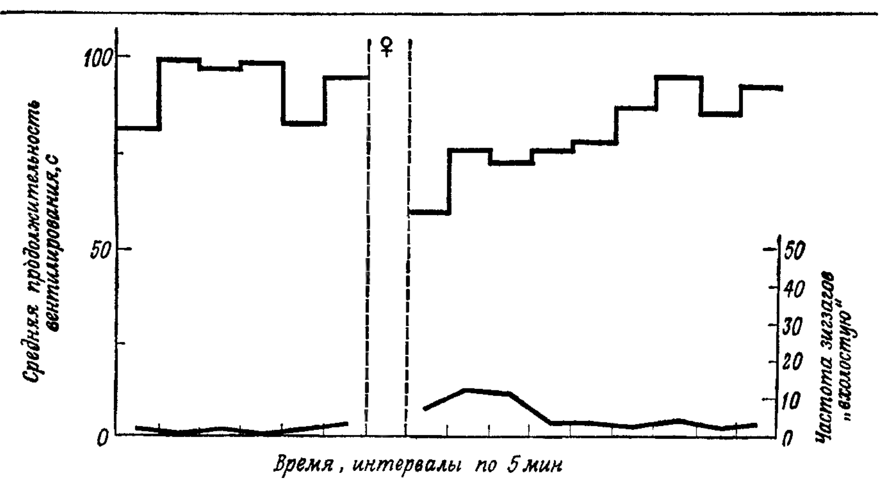


Рис. 142. Влияние теста на половое поведение (более 20 зигзагов) на родительское вентилирование у самца трехиглой колюшки [2184].

Самку предъявляли в период, ограниченный вертикальными пунктирными линиями.

поскольку при этом должна быть преодолена тенденция к усилению вентилирования, вызванная его резким прекращением при появлении самки. Таким образом, усиление тенденции к ухаживанию сопровождается уменьшением вентилирования даже после удаления объекта ухаживания.

Систематические исследования процесса подавления одной сложной реакции другими немногочисленны; проведенный Хейлигенбергом [979, 980] анализ взаимодействия между страхом и агрессией у цихлидовых рыб указывает на необходимость дальнейших исследований в этом направлении. В экспериментах Хейлигенберга было показано, что агрессия и страх подавляют друг друга: чем чаще рыба нападает на сородичей, тем меньше она реагирует на раздражители, вызывающие реакцию страха (см. разд. 16.2, 16.3), и наоборот. Реактивность к раздражителям, вызывающим реакцию страха, при последовательном их предъявлении увеличивается. Когда реактивность

к этим раздражителям достигнет достаточно высокого уровня, нападение немедленно прекращается. Было показано, что реактивность к раздражителям, вызывающим реакцию страха, постепенно снижается до исходного уровня, причем время, за которое реактивность уменьшается вдвое, в этом случае равно примерно 5 мин. Нападение внезапно возобновляется на прежнем уровне, и происходит это тем быстрее, чем выше был исходный уровень.

При торможении одних видов поведения другими происходит подавление одного или нескольких видов активности, тогда как какая-то активность преобладает. Но каким образом сказываются последствия конфликта на возникшем поведении? Ответ на этот вопрос зависит, в частности, от критерия оценки. Если оценивать частоту появления этого поведения, то обычно оказывается, что она снижается. Острый конфликт может даже привести к подавлению всех возможных реакций. Недаром выражение «парализующий страх» так широко бытует в языке. Аналогичное явление изучено Ригби [2010]. Он обучал крыс получать пищу, выполняя реакцию, сочетающуюся с включением света, и избегать ударов электрическим током, сочетавшихся со звонком. Когда включали одновременно свет и звонок, многие животные замирали.

Однако в некоторых случаях, когда поведение не подавлено, оно может усилиться. Если колюшек кормить только в определенной части аквариума, а затем нанести им там несколько ударов электрическим током, то они впоследствии проводят в опасной зоне меньше времени, однако, находясь там, кормятся более интенсивно (ср. разд. 9.1). Это изменение не специфично для электрического раздражения: точно такое же увеличение интенсивности еды и одновременно уменьшение времени, проводимого на месте кормления, наблюдалось у рыб при конфликте между пищевым и миграционным поведением или между едой и бегством от соперника [2434].

Концепция торможения одного поведения другим, разумеется, слишком расплывчата; это торможение может быть следствием самых разных механизмов. Допустим, некто остается в своей комнате и не идет на свидание, хотя часы показывают условленное время. Он мог не заметить время или же решил не идти на свидание — в любом случае это можно расценить как торможение. Наблюдаемое в таких ситуациях поведение может определяться конкуренцией механизмов избирательного внимания, о чем говорилось в гл. 5 и 6, конкуренцией эффекторов или же конкуренцией нескольких типов промежуточных механизмов. Если дело в избирательном внимании, то могут осуществляться все реакции на соответствующий объект, а реакции на другие объекты будут подавлены. Так, самец большой синицы, защищающий свою территорию, будет проявлять все виды агрессии по отношению к другим самцам своего вида, но не обратит внимания на отверстия гнезд. С другой стороны, конкуренция за эффекторы может выразиться в подавлении только определенных реакций или элементов реакций (см. ниже).

17.2. НАЧАЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ, ИЛИ ДВИЖЕНИЯ НАМЕРЕНИЯ (INTENTION MOVEMENTS)

Поведение часто подавляется другим типом поведения неполностью, уменьшается лишь его частота или интенсивность или же оно проявляется в незавершенной форме. Такая незавершенная форма поведения может состоять из начальных фаз движения или последовательностей движений; подобный фрагмент поведения называют «начальным движением». Например, птица перед взлетом отталкивается, и этот толчок происходит в два этапа: сначала птица припадает к земле, сгибает шею и поднимает хвост, а затем, распрямляясь,

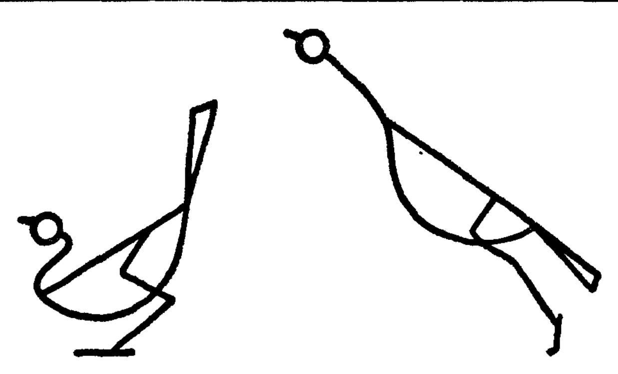


Рис. 143. Первая и вторая фазы толчка при взлете у птиц [500].

проделывает эти движения в обратном порядке (рис. 143). Эти незавершенные движения могут повторяться у птицы, готовой взлететь, несколько раз подряд. В конфликтной ситуации эти движения (в обычной или видоизмененной форме) могут повторяться многократно все время, пока эта ситуация длится [500].

17.3. ЧЕРЕДОВАНИЕ

Мы уже видели, что у самца зяблика непосредственно перед спариванием наблюдаются две конфликтные тенденции: приблизиться к самке и бежать от нее. Однако он не остается в точке, где эти тенденции уравновешены, а колеблется между двумя формами поведения, то подходя ближе, то отлетая назад. Другой хорошо известный случай чередования можно наблюдать во время зигзагообразного танца трехиглой колюшки (рис. 176). Когда готовая к спариванию самка появляется на территории самца, он начинает плавать зигзагами. Один фрагмент этого движения представляет собой начальное движение нападения на самку, а другой — начальное движение «приглашения» ее следовать к гнезду [1220, 2388]. Аналогичное чередование можно наблюдать у крысы в условиях конфликта типа

«приближение — избегание», о котором говорилось выше: животное остается в нерешительности около некоторой точки на некотором расстоянии от цели.

17.4. АМБИВАЛЕНТНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Иногда начальные движения, соответствующие двум тенденциям, комбинируются в единое целое, так что возникает форма поведения, в которую входят составляющие, характерные для обеих тенденций. Так, полуприрученная камышница (*Gallinula chloropus*), которой протягивают корм, может делать клевательные движения в направлении пищи и даже делать глотательные движения, но при этом продолжает держаться на некотором расстоянии или даже отступает назад; в это поведение входят одновременно элементы, связанные с пищевой реакцией и реакцией бегства. Мы уже рассмотрели целый ряд примеров амбивалентных поз (гл. 16); часто они представляют собой конгломерат элементов реакций, каждая из которых зависит только от какой-то одной из конфликтных тенденций. Поскольку обе тенденции влияют на эффекторы, первоначальная «конкуренция» между ними должна происходить не на уровне механизмов избирательного внимания, а ближе к конечным двигательным путям; в самом деле, такие позы возникают главным образом в тех случаях, когда обе тенденции вызываются одним и тем же объектом.

Хотя амбивалентные позы связаны с исключающими друг друга тенденциями, есть основания полагать, что некоторые из них могут оставаться практически неизменными в довольно широком диапазоне изменений интенсивности связанных с ними тенденций. Здесь следует сказать об одном методологическом затруднении. На уровне поведения о наличии той или иной тенденции судят по частоте соответствующей активности в данных обстоятельствах или по частоте следующих за ней форм поведения. Было бы невозможно измерить тенденцию в какой-то определенный момент, даже если бы это было целесообразно. Тем не менее можно, по-видимому, предположить, что в каких-то пределах причинные факторы для определенной активности изменяются непрерывно. Однако что касается самих поз, например поз угрозы и ухаживания, то они часто, напротив, дискретны. Если в репертуаре животного имеются две или три соответствующие позы, то обычно можно точно сказать, какую именно позу оно приняло в данный момент, причем промежуточные позы встречаются редко. Например, у обыкновенных чаек (*Larus ridibundus*) имеются две позы угрозы — «диагональная» и «распластанная» (рис. 144). С помощью киносъемки удалось показать, что сами эти позы встречаются чаще, чем переходные положения [2393]; таким образом, можно, по-видимому, предположить, что каждая поза связана с некоторым диапазоном изменений силы конфликтных тенденций. В пользу этой точки зрения говорит также наблюдение, что во многих случаях животные демонстрируют практически одну и ту же

позу угрозы, и слегка отступая от противника, и слегка приближаясь к нему (см., однако, разд. 16.3).

Другая группа данных, свидетельствующих о том, что конфигурация таких поз может оставаться неизменной в широком диапазоне интенсивностей причинных факторов, лежащих в их основе, получена в результате оценки одновременно и частоты и конфигурации поз. Некоторые амбивалентные позы при увеличении частоты их появления изменяются по конфигурации, другие же позы не изменяются в широком диапазоне частоты. В качестве примера можно привести позу ухаживания у самца красногорлой амадины (*Amadina fasciata*): независимо от частоты позы ее конфигурация



Рис. 144. Диагональная и распластанная (горизонтальная) позы угрозы у обыкновенной чайки [2393].

С помощью киносъемки Тинберген зарегистрировал диагональную позу в 32 кадрах, а распластанную — в 19 на каждые 5 случаев переходных поз.

остается практически неизменной. Иными словами, в данном случае увеличение интенсивности причинных факторов, приводящее к увеличению частоты той или иной позы, почти не сказывается на ее конфигурации [1789]. Несколько отличный случай иллюстрирует рис. 145: частота демонстраций «поклон с курлыканьем» у горлиц *Streptopelia decaocto* и *Spilopelia chinensis* не зависит от продолжительности демонстрационного цикла [513].

Вообще говоря, многие движения, не связанные с конфликтными ситуациями, сохраняют константность конфигурации независимо от частоты. Когда самец трехиглой колюшки вентилирует свое гнездо, его плавники движутся с удивительно постоянной частотой и амплитудой, которые почти не зависят от продолжительности периода вентиляции или от относительного времени, затраченного на вентилирование [1220]. Напротив, движения бычка-подкаменщика (*Cottus gobio*) при вентилировании икры весьма изменчивы по частоте и амплитуде [1786]. Моррис [1789], впервые привлекший внимание к такого рода различиям, описал их как проявления «типичной интенсивности».

Моррис [1789] явно не считал позу с распушенными перьями, которую принимает во время ухаживания самец красногорлой амадины, амбивалентной и использовал термин «типичный компромисс» для амбивалентных поз, не изменяющихся по конфигурации в ши-

роком диапазоне конфликтных тенденций. Однако данные сравнительных исследований позволяют считать, что эта поза, как и многие другие позы ухаживания, амбивалентна, и во всяком случае нет, по-видимому, оснований для использования в данном случае двух различных терминов.

По-видимому, часто «типичная интенсивность» амбивалентных поз представляет собой характеристику, явившуюся результатом естественного отбора, действующего в направлении увеличения эффективности позы как сигнала общения между особями. Сигнал

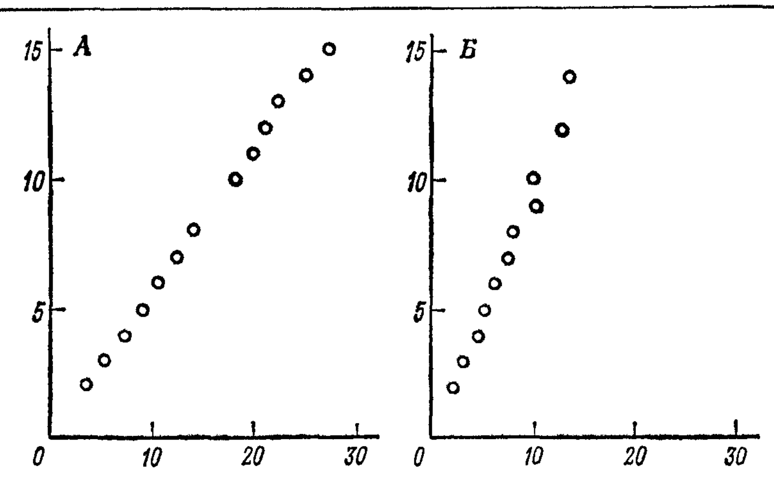


Рис. 145. Связь между средней продолжительностью демонстрации с поклонами и числом этих демонстраций у горлиц *Streptopelia decaocto (А)* и *Spilopelia chinensis (Б)* [513].

который не изменяется от случая к случаю, легче распознать, чем меняющийся сигнал. О том, как изменялись амбивалентные позы в процессе эволюции, говорится в гл. 27.

17.5. ОБЩИЕ ДЛЯ КОНФЛИКТНЫХ ТЕНДЕНЦИЙ КОМПОНЕНТЫ; КОМПРОМИССНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Когда голодная птица хочет подлететь к источнику пищи, которого она в то же время стремится избежать, она энергично подергивает хвостом. Такое раскачивание хвостом представляет собой начальное движение взлета, которое характерно одновременно и для приближения, и для избегания. Подобное поведение, когда животное выполняет элементы движения, общие для обеих тенденций, Эндрю [45] назвал «компромиссным».

Компромиссное поведение в том смысле, в каком мы его здесь понимаем, отличается от амбивалентного тем, что в первом случае

один выполняемый элемент связан с обеими конфликтными тенденциями, тогда как при амбивалентном поведении сочетаются различные элементы двух тенденций. Однако между этими двумя типами поведения имеются промежуточные формы. Так, камышовая овсянка *(Emberiza schoeniclus)* издает крик «иии», выражающий страх, во время бегства, а самка, выпрашивая корм у самца, издает крики «ти-ти-ти». Когда самец нападает на самку, она, взлетая, может издать крик «иии», переходящий в «ти-ти-ти». В какой-то промежуточный момент ее крик по звучанию напоминает крик страха, а ритмически сходен с криком при выпрашивании. По мнению Эндрю, эту ситуацию можно описать или как компромиссное, или как амбивалентное поведение. Далее будет показано, что оба типа поведения — амбивалентное и компромиссное — связаны с конкуренцией за эффекторы, а не за рецепторные механизмы.

Следует добавить, что хотя предложенный Эндрю термин «компромиссное поведение» в настоящее время широко употребляется, он не вполне удачен. В приводимых им примерах речь идет об элементах или признаках, общих для двух типов поведения, в остальном нисколько не совместимых; такой выбор общих элементов едва ли соответствует обычному значению слова «компромисс».

Термин «компромисс» больше подходит для тех случаев, когда поведение носит в определенном смысле промежуточный характер. Когда рыба ориентируется в пространстве по двум конфликтным факторам, например по направлению силы тяжести и направлению света, падающего сверху, она занимает промежуточное положение (рис. 60); конкретный характер компромисса зависит, кроме того, от различных аспектов внутреннего состояния [1116]. Конфликты типа «приближение — избегание», возникающие при ухаживании и угрозах, часто выражаются в круговых движениях вокруг объекта демонстрации — еще один пример компромиссного поведения. Бирюков [265] показал, что конфликт между механизмами ориентации не всегда приводит к компромиссу; он обнаружил, что жук-навозник *Geotrupes silvaticus* ориентируется либо на свет, либо на ток воздуха, а при наличии обоих этих факторов он не принимает промежуточного положения.

17.6. ВЕГЕТАТИВНЫЕ РЕАКЦИИ

Возможно, потому, что конфликтное поведение часто связано с агонистическими тенденциями, оно нередко сопровождается автономными (вегетативными) реакциями. В ситуациях, связанных с конфликтом или фрустрацией, в качестве показателя «беспокойства» или «эмоциональности» часто используют дефекацию или уринацию (см. разд. 22.2). Однако в других случаях выявить вегетативные реакции, связанные с рассматриваемым поведением, не так просто. Например, у многих видов овсянок после бегства можно наблюдать «реакции охлаждения», т. е. они учащенно дышат, распушают пе-

рья, машут крыльями, т. е. ведут себя как обычно при повышении температуры воздуха. Такое поведение можно было бы считать реакцией на мышечные усилия во время бегства, но это объяснение не во всех случаях соответствует действительности. Например, при ухаживании имеется стадия «брачного преследования», когда самец гонится за самкой, испытывая в то же время сильное стремление бежать от нее. При этом и самец, и самка затрачивают примерно одинаковые мышечные усилия, но после того, как преследование окончено, «реакция охлаждения» появляется только у самца. Далее, когда самец нападает на самку, несмотря на страх перед ней, нападение также обычно завершается у самца «реакцией охлаждения». У овсянок, испытывающих страх, наблюдаются «реакции согревания». Такие же реакции отмечаются при страхе и у человека. Эндрю [45] предположил, что подобные реакции терморегуляции у животных, испытывающих чувство страха, следует приписать изменениям периферического кровообращения в результате вегетативных реакций, что приводит к повышению или понижению температуры соответствующих рецепторов [1788]. Подобно другим типам поведения, встречающимся в конфликтных ситуациях, вегетативные реакции могут ритуализироваться в процессе эволюции и превращаться в сигналы, предназначенные для общения.

Действие различного рода «стресс-факторов» отчасти опосредуется через вегетативную систему и может иметь отдаленные последствия, например образование язв в желудочно-кишечном тракте. В свое время обсуждался вопрос, влияет ли возможность избежать стресс-фактора на действие, которое он оказывает. В поставленном недавно эксперименте Вейсс [2536] обнаружил, что у крыс, которые могли выполнять реакцию, приводящую к избеганию или избавлению от электрического раздражения, развивались менее тяжелые физиологические последствия стресса, чем у животных, которые получали такое же раздражение, но не имели возможности его контролировать. Эти данные согласуются с результатами более ранней работы на крысах, но противоречат данным, полученным на обезьянах. Такое несоответствие может быть обусловлено как видовыми различиями, так и различиями в постановке эксперимента.

17.7. «СМЕЩЕННАЯ АКТИВНОСТЬ»

В конфликтных ситуациях у животных часто можно наблюдать поведение, которое, очевидно, никак не связано ни с одной из конфликтных тенденций. Например, при агрессивном или половом поведении воробьиные птицы часто начинают чистить клюв или оперение, пить, кормиться или могут заняться еще чем-нибудь, явно не имеющим отношения к данной ситуации. Эти виды активности никак нельзя рассматривать в качестве элементов полового или агрессивного поведения, и их появление нуждается в объяснении. То же самое описано для многих других групп животных — членистоногих, рыб

и млекопитающих (см., например, [478, 1390, 2385, 2389]). Такое поведение было первоначально названо Киркманом [1350] «замещающей активностью», но в настоящее время обычно используется термин «смещенная активность».

С самого начала следует оговориться, что «несоответствие» смещенного поведения весьма относительно; если не учитывать этого, то открывается возможность для неверного антропоморфического толкования такого поведения. Например, у цихлидовых рыб, выращивающих молодняк во рту, и у многих других костистых рыб движения при драке не только гомологичны движениям при кормлении, но и связаны с ними в мотивационном отношении: раздражители, вызывающие драчливость, способствуют также возникновению пищедобывательной активности и наоборот. Таким образом, когда какие-либо виды активности встречаются в ситуации, связанной с другими видами активности, не следует делать вывод, что между ними не существует причинной связи, как это может показаться, если судить только с функциональной точки зрения ([19]; см. также [980]). Поскольку, как мы увидим позднее, категория смещенного поведения в отношении причинных факторов весьма разнородна, сейчас имеет смысл принять более широкое определение.

Мотивационными отношениями, подобными тем, которые мы только что описали, можно объяснить лишь очень немногие случаи смещенной активности. Как же тогда объяснить возникновение активности, по-видимому, никак не связанной с текущей ситуацией? Первоначально было высказано предположение, что в таких ситуациях активность определяется совершенно иными причинными факторами, нежели те, которые вызывают эту же форму активности в нормальной ситуации. Совершенно очевидно, что, когда жаворонок разбирает свои перья после купания и когда он делает то же самое во время драки, совокупность обстоятельств в этих двух ситуациях различна. Однако утверждалось нечто большее, а именно что данная активность является «смещенной», если она зависит не от обычно вызывающих ее мотивационных факторов; при этом предполагалось, что если какая-то активность не находит нормального пути для своего выражения в результате помех или конфликта, то она активирует другой тип поведения. Такое объяснение основано на энергетической модели мотивации, недостатки которой обсуждались многими авторами (см., например, [253, 1048, 1057, 1223, 1326]).

Но еще в то время, когда только разрабатывалась такая интерпретация, стало ясно, что возникновение любой смещенной активности зависит от наличия тех же причинных факторов, которые обусловливают ее появление в нормальной ситуации. Например, во время конфликта типа «приближение — избегание» индюк может начать пить, если есть вода, но будет кормиться, если имеется пища [45, 46, 68, 1969, 2389]. Даже поза животного может повлиять на его последующее поведение [1520, 2389]. Впоследствии по этому вопросу были собраны дополнительные данные; например, ван Иерсел

и Бол [1223] обнаружили, что во время дождя у крачек увеличивается частота как «нормальной», так и «смещенной» чистки оперения.

На возникновение смещенной активности могут повлиять не только внешние, но и внутренние факторы. Так, оказалось, что большинство видов смещенной активности представляет собой наиболее легко вызываемые и наиболее часто выполняемые организмом поведенческие акты [253].

Если появление не связанной с данной ситуацией формы поведения зависит от тех же причинных факторов, от которых оно зависит в нормальной ситуации, то можно ли на основе этих факторов объяснить возникновение такой смещенной активности и какова в этом случае роль конфликта? Эти вопросы возникают, как только становятся ясными слабости энергетической модели мотивации. Если не «переполнение» мотивирует смещенную активность, то играют ли какую-нибудь роль в ее возникновении факторы, препятствующие выражению других типов поведения?

Можно представить себе пять возможных путей влияния конфликта на появление смещенной активности.

Вегетативные реакции

В некоторых случаях смещенное поведение может быть следствием вегетативных реакций, зависящих от действия раздражителей, вызывающих страх, или от других аспектов внешней ситуации. Примером может служить описанная выше реакция охлаждения у самцов овсянки во время брачного преследования. Вегетативные реакции, возникшие в конфликтной ситуации, могут также вызывать появление стимулов для различных видов соматической активности, которые на первый взгляд кажутся не имеющими отношения к этой ситуации. Например, вазомоторные или пиломоторные реакции могут сопровождаться определенными кожными ощущениями, которые в свою очередь вызывают реакцию почесывания или чистку оперения; сухость в горле может вызвать питьевое поведение [45, 1788] и т. д.

Растормаживание

В некоторых случаях конфликт играет скорее пермиссивную роль в появлении смещенной активности. Когда из-за взаимной несовместимости не возникают те виды активности, которые должны были бы появиться в первую очередь, возникают те акты поведения, которые иначе были бы подавлены. Эта гипотеза, известная сейчас под названием «гипотезы растормаживания», впервые была сформулирована Эндрю [45]. «Смещенную» чистку оперения в конфликтных ситуациях у самцов овсянок можно рассматривать как реакцию на действие тех же внешних раздражителей, которые в нормальных ус-

ловиях вызывают именно это поведение, только их влияние легко преодолевается факторами, определяющими другие виды активности. В конфликтной же ситуации эти последние не могут проявиться, и у животного появляется реакция чистки оперения.

Сходная гипотеза была выдвинута независимо от Эндрю ван Иерселом и Болом [1223], которые основывались на результатах своих количественных исследований реакций ухода за оперением у крачек (*Sterna* spp.). Ван Иерсел и Бол показали, что интенсивное насиживание препятствует уходу за оперением: чистка оперения во время насиживания отмечается, лишь когда тенденция к насиживанию оказывается сравнительно слабой. Чистку оперения, наблюдающуюся одновременно с агрессивным поведением или поведением избегания, эти авторы назвали «смещенной» на том основании, что она связана с конфликтом и часто происходит с лихорадочной торопливостью. Ван Иерсел и Бол, использовав различные методы, оценили силу конфликтных тенденций и обнаружили, что смещенная чистка оперения особенно легко возникает, когда эти тенденции каким-то образом связаны друг с другом. Когда, например, согнанная с гнезда крачка возвращается обратно, расстояние, на котором она приземляется от гнезда, можно считать показателем соотношения тенденций продолжать насиживание и улететь прочь. На присутствие второй тенденции указывает также поза, которая может иметь четыре качественно различающихся варианта. Если птица не слишком испугана, то «смещенная» чистка оперения чаще всего происходит, когда птица приземляется далеко от гнезда, т. е. когда тенденция к насиживанию также невелика (рис. 146). Если же птица сильно испугана, то она чаще всего чистит оперение, когда приземляется рядом с гнездом. При промежуточной степени тревоги крачка чаще всего будет демонстрировать «смещенную» чистку оперения в какой-то промежуточной точке. Иными словами, смещенная активность проявляется обычно тогда, когда обе тенденции одновременно или сильны, или слабы, или имеют промежуточную величину. На основании этих и других наблюдений ван Иерсел и Бол утверждают, что при одинаковой силе конфликтных тенденций они взаимно подавляют друг друга, в результате чего их тормозное влияние на другие типы активности (такие, например, как чистка оперения) снимается.

Рауэлл [2058], исследуя уход за оперением у зяблика при конфликте типа «приближение — избегание», подтвердил основные положения гипотезы растормаживания. Перелетая с жердочки на жердочку то вперед, то назад, зяблики время от времени делают несколько характерных движений, встречающихся при чистке оперения. Если тенденции приближаться к незнакомому предмету и улететь от него не вступают в конфликт, то они редко сопровождаются чисткой оперения. При наличии конфликта эта реакция наблюдается в тот момент, когда обе тенденции уравновешены. Как и в случае с крачками, Рауэлл обнаружил, что «смещенная» чистка оперения усиливалась при увлажнении оперения. Он также обнаружил, что

чем дольше сохраняется равновесие между приближением и избеганием (учитывалось время, которое птица сидит на той или иной жердочке), тем интенсивнее эта «смещенная» реакция.

В то время как ван Иерсел и Бол объясняют появление «смещенной» чистки оперения действием неисчезающего, хотя и изменяющегося по величине «побуждения к чистке», Эндрю и Рауэлл большее значение придают внешней стимуляции. Однако все эти авторы также

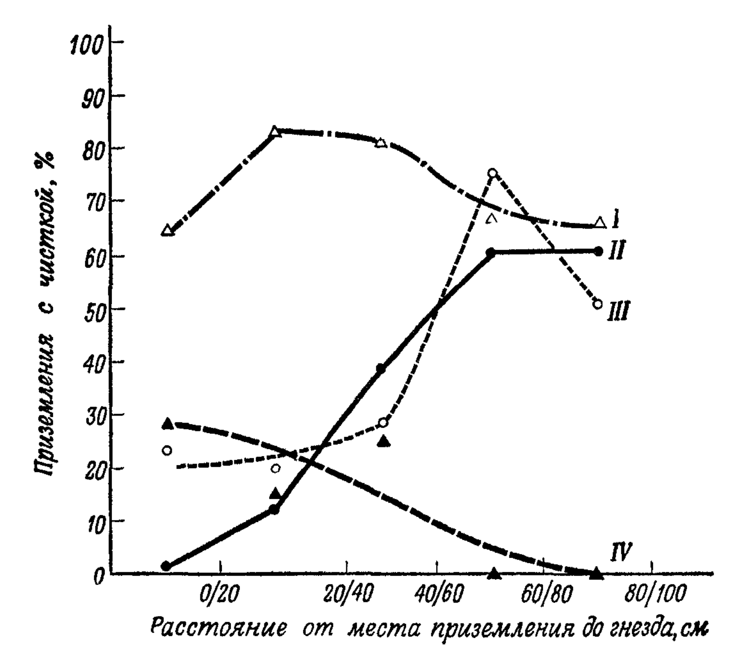


Рис. 146. «Смещенная» чистка оперения у крачек [1223].

Вероятность появления этой реакции у птицы, приближающейся к гнезду, представлена как функция расстояния от гнезда, на котором она приземляется. Представлены четыре группы данных при различной степени тревоги, на что указывает поза.
II — поза, выражающая самую слабую степень тревоги; *IV* — поза, выражающая самую сильную степень тревоги; *I* и *III* — промежуточные степени тревоги, причем *I*>*III*.

считают, что чистка оперения возможна лишь в том случае, если постоянно имеется некоторая внешняя стимуляция, вызывающая чистку оперения. Впрочем, это утверждение легко приводит к порочному кругу. В самом деле, наличие такой внешней стимуляции обычно можно обнаружить по наличию самой реакции. Однако известно все же, что при увеличении внешней стимуляции чистка оперения усиливается.

Данные в поддержку гипотезы расторможивания получил Севенстер [2184], исследовавший поведение трехиглой колюшки. По-

мимо прочих форм активности самца, связанных с уходом за оплодотворенной икрой, известно так называемое «родительское вентилирование», служащее, как мы видели, для аэрации икры. Вентилирование, однако, можно наблюдать и до того, как самка выметала икру, в частности в период, когда гнездо уже закончено, но икринки еще не отложены, а также во время ухаживания. Это «смещенное» вентилирование, по-видимому, бесполезно в функциональном отношении (однако см. ниже), и первоначально его приписывали половому побуждению, которое, встретив «препятствие», находит выход в родительском поведении.

Севенстер подсчитал число зигзагообразных танцев (ухаживание) и число укусов при подсаживании к самцу самки или другого самца (см. разд. 17.1) и показал, что у самцов половая и агрессивная тенденции усиливались через несколько минут после удаления раздражителя. Он показал также, что половое побуждение оказывает сильный, а агрессивное — слабый тормозный эффект на реакцию вентилирования.

Затем было исследовано отношение между половой тенденцией, родительской тенденцией и уровнем «смещенного» вентилирования. За показатель родительского побуждения был принят уровень вентилирования в течение стандартного периода у самца, ухаживающего за икрой. Затем был определен уровень полового побуждения: к самцу подсаживали самку и подсчитывали число зигзагообразных танцев и циклов вентилирования. На рис. 147 показано, что при низкой частоте зигзагообразных танцев наблюдается корреляция между «вентилированием во время ухаживания» и «родительским вентилированием». Это согласуется с данными Севенстера о том, что «смещенное» вентилирование подвержено влиянию тех же факторов, что и родительское вентилирование [1220]. К этим факторам относятся количество и возраст находящейся в гнезде икры, уровень углекислого газа, растворенного в воде, и некоторые внутренние факторы. На рис. 147 видно также, что между средним уровнем вентилирования при ухаживании и числом зигзагов имеется отрицательная корреляция; этот результат был объяснен тормозным действием полового побуждения на родительскую активность (см. разд. 17.1). При высокой частоте зигзагообразных движений средняя продолжительность вентилирования при ухаживании уменьшается до тех пор, пока не достигнет минимального значения, обнаруженного в период ухаживания, т. е. около 15 с за 5 мин ухаживания. Севенстер пришел к заключению, что на этом уровне половые факторы не подавляют родительскую активность. Если бы они продолжали ее подавлять, то длительность вентилирования коррелировала бы с силой «родительских» факторов, а усиление полового побуждения выразилось бы в дальнейшем ослаблении вентилирования. Иными словами, в эти 15 с родительское вентилирование временно растормаживается. Как половое, так и агрессивное побуждение могут подавлять вентилирование; растормаживание максимально, когда оба побуждения при-

нимают одновременно некоторое промежуточное значение (рис. 148)[1]. «Смещенное» вентилирование подвержено периодическим колебаниям; цикл этих колебаний связан с изменениями равновесия между половой и агрессивной тенденциями. На той стадии цикла, на которой преобладает половая тенденция, вентилирование резко снижается.

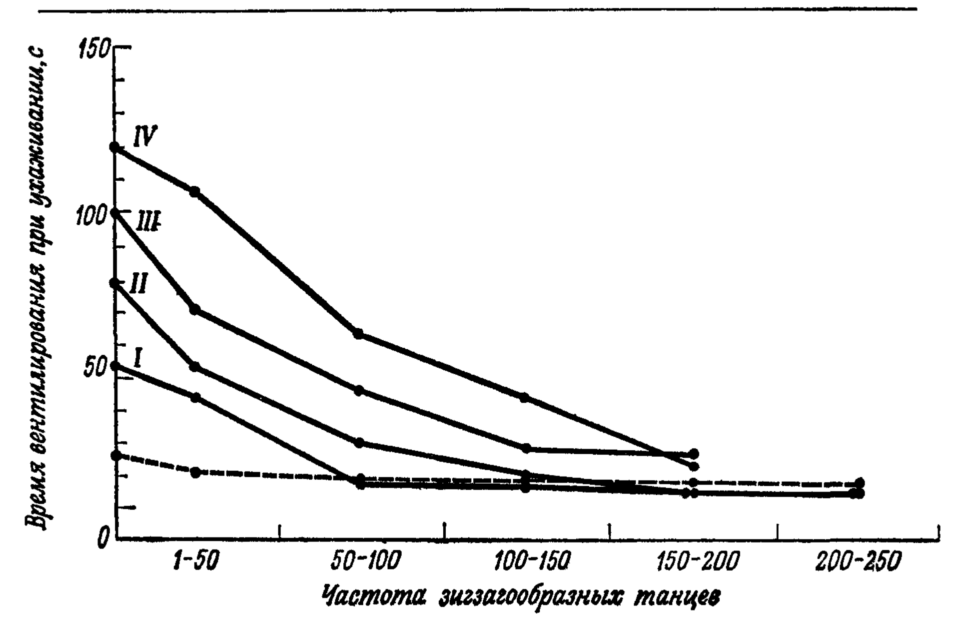


Рис. 147. Средний уровень вентилирования гнезда при ухаживании как функция частоты зигзагообразных танцев у трехиглой колюшки в тесте на половое поведение во время «родительской» фазы брачного цикла [2184].

Данные разделены на группы в соответствии с силой родительской тенденции (на что указывает продолжительность вентилирования); *I* — 0 — 500 с за 30 мин.; *II* — 500—1000 с за 30 мин; *III* — 800—1200 с за 30 мин.; *IV* — 1000—1500 с за 30 мин; прерывистая линия — соответствующая зависимость во время половой фазы.

Имеются данные, показывающие, что абсолютная и относительная силы конфликтных тенденций влияют на то, какой именно вид

[1] Как можно заметить, эта точка зрения несколько отличается от взглядов ван Иерсела и Бола, которые считают, что равная эффективность конфликтных тенденций тем вероятнее, чем больше их абсолютная величина: когда такое равновесие наступает, торможение реакции чистки оперения снимается. По мнению же Севенстера, если одна из тенденций сильна, то ее подавляющее действие на «смещенную» активность должно быть велико, а общее торможение, вызванное влиянием обеих тенденций, будет минимально, когда обе тенденции будут иметь промежуточную величину. Обе эти точки зрения можно примирить, если предположить, например, что Севенстер в своих экспериментах имел дело с более сильными тенденциями, чем ван Иерсел и Бол.

смещенной активности проявляется. В своих исследованиях диких банкивских кур (*Gallus gallus*) Круйт [1411] сравнил частоту различных видов смещенной активности у самцов, потерпевших поражение в драках, и у победителей. При этом были обнаружены многочисленные различия, которые, по-видимому, следует приписать различиям в соотношении тенденций к нападению и бегству в обоих случаях (рис. 149).

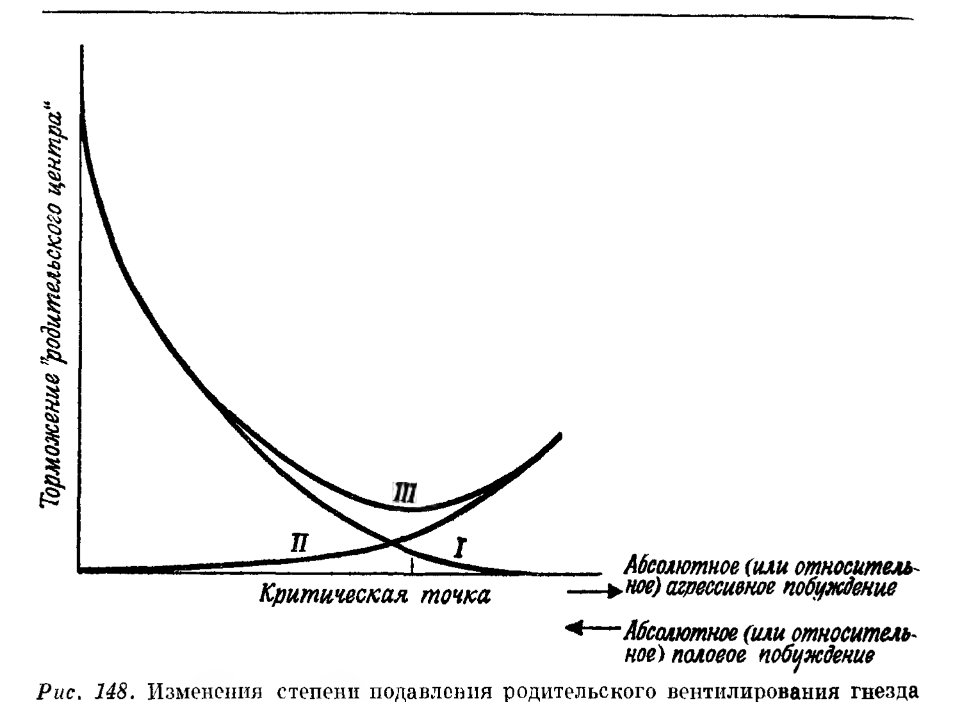


Рис. 148. Изменения степени подавления родительского вентилирования гнезда как результат взаимодействия полового и агрессивного побуждений [2184].

I — подавление, обусловленное половыми факторами; *II* — подавление, обусловленное агрессивными факторами; *III* — общее подавление Механизм, контролирующий вентилирование гнезда, назван условно «родительским центром».

Исследования чистки шерсти у полевок, проведенные Фентрессом [692], лишь частично подтверждают гипотезу растормаживания. Если полевку испугать, она или убегает, или замирает на месте, чистит шкурку, а затем, успокоившись, «прогуливается» или переходит к какому-то другому виду «повседневной» активности. Чистка шерсти, которая на первый взгляд не имеет отношения к рассматриваемой ситуации, проявляется в переходный период между замиранием и бегством и другими формами поведения. Фентресс изменял время затаивания у полевок, например изменяя силу раздражителя или условия выращивания животных. При этом было обнаружено

следующее. Чем сильнее была тенденция замереть на месте, тем больше времени проходило до того, как возникало переходное состояние и у животного проявлялась реакция чистки шерсти. Особенно интересные данные были получены при сравнении поведения пашенных полевок, *Microtus agrestis*, и более робких лесных полевок, *Clethrionomys britannicus*. Как явствует из графиков, приведенных на рис. 150, лесные полевки начинают чистить шерсть гораздо позже, чем пашенные. Однако при дальнейшем анализе процесса чистки шерсти

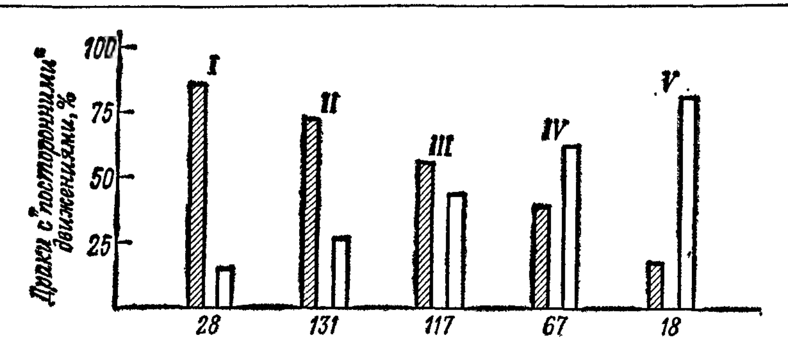


Рис. 149. Не относящиеся к драке движения у дерущихся банкивских петухов [1411].

Распределение различных движений у победителей (заштрихованные столбики) и побежденных (белые столбики).
I — клевание земли; *II* — начальные движения клевания земли; *III* — зигзагообразные движения головой; *IV* — встряхивание головой; *V* — чистка оперения.

выявляется несостоятельность гипотезы растормаживания. Например, время, затрачиваемое на «смещенную» чистку шерсти за стандартный период (12 мин) в конфликтной ситуации по сравнению с контролем, у *Microtus* больше, а у *Clethrionomys* меньше. Этого нельзя было предсказать, исходя из гипотезы растормаживания, если не сделать дополнительных допущений. Кроме того, при анализе записей по отдельным животным было обнаружено, что многие полевки после чистки шерсти не «прогуливаются». Это может быть объяснено на основе гипотезы растормаживания, только если предположить, что существует какая-то иная активность, нежели «прогулка», которая вступает в конфликт с замиранием на месте и подавляет чистку шерсти. Фентресс пришел к заключению, что хотя гипотеза растормаживания может объяснить в общем возникновение реакции чистки шерсти, она требует дополнительных допущений.

Гипотеза растормаживания имеет много общего с разработанной Кеннеди [1326] концепцией, согласно которой смещенная активность аналогична описанному Шеррингтоном [2201] явлению положительной индукции, при которой реципрокное торможение двух спинальных рефлексов понижает порог третьего. На этом сравнении, однако,

не следует особенно настаивать из-за вполне очевидных различий в сложности двух механизмов.

Аналогичную гипотезу предложили также фон Хольст и фон Сент-Пауль [1120], основываясь на анализе поведения петуха, которому в стволовой отдел мозга вживлялись сразу два электрода; раздражение через один из этих электродов вызывало бегство, а раздражение через другой—сон. Когда голодной птице наносили раздражение, возбуждающее слабую тенденцию к бегству, она переставала кормиться. Если затем через другой электрод наносили раздражение, вызывающее сон, то, прежде чем заснуть, птица могла некоторое время клевать корм. Авторы приписали это появление пищевой реакции тому, что сон подавлял тенденцию к бегству.

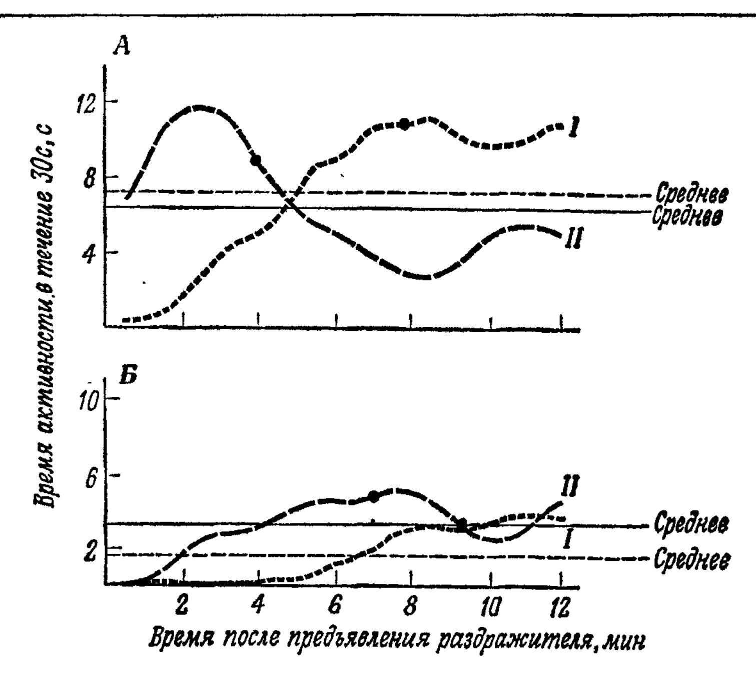


Рис. 150. Действие раздражителя, вызывающего страх, на чистку шерсти *(II)* и передвижение *(I)* у двух видов полевок (усредненные значения для чистки шерсти и передвижения как функции времени после прекращения воздействия раздражителя) [692].

По оси ординат отложено время, затраченное на каждый из видов активности в течение 30 с после раздражения (*А* — *Microtus agrestis*, *Б* — *Clethrionomys britannicus*).
Точкой указан момент, соответствующий 50% общего времени, затраченного на данный вид активности.

Таким образом, все эти авторы сходятся на том, что смещенная активность мало чем отличается от той же самой активности в нормальных условиях. Впрочем, Севенстер указал, что «смещенное»

вентилирование почти полностью определяется взаимодействием половой и агрессивной тенденций, тогда как родительское вентилирование от них не зависит. Во всех приведенных случаях так называемая смещенная активность возникает в тот момент, когда какие-то две тенденции, преобладающие в другое время, уравновешивают друг друга. Рауэлл подчеркивает, что чистку оперения можно наблюдать не только при равновесии конфликтных тенденций в ситуации «приближение — избегание», но, весьма возможно, и в других аналогичных точках равновесия, например когда уравновешены тенденции к отдыху и кормлению (см. также выше описание работ Фентресса). Аналогичные результаты были получены при анализе чистки шерсти у крыс [258, 289], «комфортных» движений у колюшки [2434] и разных других видов активности [45, 46, 68, 1223, 1807, 1969, 2058, 2127, 2389].

Влияние неподкрепления

Вариант гипотезы растормаживания был разработан Мак-Фарланом [1592, 1594, 1595]. Он указал, что активность, называемую смещенной, можно обнаружить и в тех случаях, когда нет оснований говорить о конфликте между двумя системами поведения, например когда во время поискового поведения животное наталкивается на какое-то физическое препятствие или когда отсутствует объект завершающего поведения — одним словом, при наличии фрустрации. Мак-Фарлан считает, что несовместимость двух видов активности вызвана, в частности, тем, что животное не может уделять одинаковое внимание одновременно двум раздражителям, вызывающим соответствующие реакции; какая именно из активностей будет преобладать, зависит и от того, на какой раздражитель животное обратило внимание. Он предположил, таким образом, что фрустрация связана с изменением объекта внимания. У животного, испытывающего фрустрацию, внимание переключается с раздражителей, связанных с текущей активностью, на другие стимулы; иными словами, растормаживание связано с переключением внимания.

Мак-Фарлан разработал свою гипотезу главным образом на основе опытов со «смещенным» клеванием у горлиц, лишенных доступа к воде. В частности, он показал, во-первых, что горлицы быстрее обучаются различению (и следовательно, как можно предположить, более внимательны) при частичном подкреплении (т. е. когда испытывают частичную фрустрацию), чем при постоянном подкреплении; во-вторых, что горлицы, получавшие частичное подкрепление, с большей готовностью реагируют на раздражители, не связанные ранее с данной ситуацией, чем горлицы, постоянно получавшие подкрепление; в-третьих, что у птиц, у которых реакция угашалась с бóльшим трудом, т. е. у тех, которые, как можно считать, были более внимательны к сигналам во время обучения, в большей степени отмечалось «смещенное» клевание.

Точка зрения Мак-Фарлана интересна в том отношении, что он попытался связать механизм, ответственный за смещенное поведение, с механизмом, который, как полагает Сазерленд [2309], действует при обучении реакциям различения (см. разд. 24.4). С другой стороны, как мы уже видели, концепция внимания таит в себе ту опасность, что с ее помощью легко объяснить все что угодно. Так или иначе, следует проверить, в какой степени гипотеза Мак-Фарлана приложима к другим формам поведения.

Возможные эффекты неспецифической активации

Еще одна возможная причина смещенного поведения — неспецифическое влияние конфликта или других факторов рассматриваемой ситуации [253, 1053]. Мы уже видели (см. стр. 225), что самые разные виды активности, не имеющие, очевидно, отношения к текущей ситуации (половое поведение, чистка шерсти или оперения), могут возникать в ответ на слабое внешнее раздражение (см. также [1609]). Эти эффекты могут быть опосредованы через ретикулярную формацию ствола мозга; во многих случаях при смещенной активности общий уровень активации (гл. 9) высок, и это, возможно, может влиять как на тип возникшей активности, так, вероятно, и на ее интенсивность. Биндра [253] считает, что при высоком уровне активации могут скорее всего проявиться только те виды активности, которые часто наблюдаются в нормальных ситуациях; в самом деле, в конфликтных ситуациях часто наблюдаются такие реакции, как кормление, чистка оперения и сходные виды активности.

Миллер и Стивенсон [1753] обратили внимание на то, что, когда крысы, предварительно обученные бежать по дорожке за кормом, несколько раз не получали подкрепления, у них чаще появлялись вспышки таких видов активности, как обнюхивание и чистка шерсти. Авторы предположили, что в отсутствие подкрепления возникает конфликт между приобретенной реакцией поедать корм и реакцией, вызванной видом пустой кормушки. Они считают, что такой конфликт порождает проприоцептивную импульсацию, которая оказывает облегчающее воздействие на активность, не относящуюся к рассматриваемой ситуации. Гипотезы, сходные в основных чертах с изложенной, были впоследствии выдвинуты рядом других специалистов по теории обучения (см., например, [32, 358, 1186]); обычно при этом утверждается, что «общее побуждение» (см. гл. 9) усиливается. Обзор литературы по этому вопросу принадлежит Брауну [357].

Мы уже видели (гл. 9), однако, что на основании имеющихся данных о неспецифическом влиянии мотивации делать окончательные выводы было бы преждевременно. Кроме того, известно, что многие виды активности, по-видимому не связанные с текущим поведением, отличаются характерной незавершенностью [2389]; если бы они зависели от мотивационных факторов, определяющих сильные несовместимые тенденции, следовало бы ожидать как раз обратного.

Исследуя реакции полевок на перемещающийся над ними раздражитель (см. стр. 442), Фентресс [692] выдвинул предположение, что вызванное этим раздражителем действие нельзя считать ни специфичным, ни полностью неспецифичным. Он обнаружил, что раздражитель с гораздо большей вероятностью вызовет не замирание на месте, а бегство, если животное только что или как раз в момент действия раздражителя передвигалось. Поскольку раздражитель также вызывал мгновенное усиление других видов текущей активности (например, чистку шерсти), автор предположил, что раздражитель оказывает на эти виды активности неспецифическое облегчающее влияние. Он считает поэтому, что механизм действия такого раздражителя можно понять лишь в том случае, если, помимо тормозных влияний, о которых говорит гипотеза растормаживания, постулировать также его облегчающее влияние на некоторые виды активности. Таким образом, он считает, что различные мотивационные факторы могут вызывать смещенную активность, но лишь в том случае, если они характеризуются умерённой интенсивностью. Если же их интенсивность достаточно высока, то вместо не связанных с данной ситуацией видов активности возникают более специфичные реакции и смещенное поведение ослабевает.

Действие системы, снимающей активацию

Несколько отличную гипотезу выдвинул Делиус [534]. В экспериментах с раздражением переднего мозга и стволовых отделов мозга чаек он обнаружил, что иногда при раздражении определенного участка мозговой ткани возникает сразу целая группа поведенческих актов (например, чистка оперения, пристальный взгляд, зевки, а иногда и сон). Если раздражение какого-то участка не вызывало чистки оперения, то при этом нельзя было вызвать и других перечисленных реакций. Делиус предположил, что эти реакции, часто проявляющиеся как формы смещенной активности, возникают вследствие активации более или менее единой системы, приводящей к «снятию активации». С этой точки зрения их появление в конфликтной ситуации вызвано функционированием механизма гомеостаза «реакции пробуждения», который запускается активацией, вызванной конфликтной ситуацией. Однако каких-либо дополнительных данных в пользу этого предположения не имеется.

Итак, гипотезы, разработанные с целью объяснить возникновение некоторых форм активности в функционально необычных ситуациях, к которым они не имеют отношения, так же разнообразны, как и сами эти виды активности. Имеются веские доказательства того, что некоторые из этих объяснений, по крайней мере в определенных случаях, вполне состоятельны, причем их использование не требует введения каких-либо новых принципов помимо тех, которые уже существуют для интерпретации поведения, не относящегося к кате-

гории смещенного. Что же в таком случае остается от категории смещенного поведения?

Отчасти это зависит от уровня и от типа используемого анализа. При полевых наблюдениях, которые состоят в описании поведения не изученного еще вида, это понятие, несомненно, сохраняет свое значение. При исследовании эволюции поведения, в частности эволюционных истоков смещенной активности, также имеет смысл пользоваться этим понятием (гл. 27 и 28). Однако при причинном анализе поведения этот термин не может использоваться; так, он подразумевает, что в основе соответствующих типов поведения лежат принципы, отличные от тех, на которых основаны другие виды активности. Общим для всех видов смещенной активности является то, что они возникают в условиях конфликта или фрустрации. Однако конфликт встречается почти во всех ситуациях, и различие между «переходной» активностью и активностью, которая протекает как «смещенная», только в степени (см. выше опыты Рауэлла и Фентресса). Таким образом, в случае детального причинного анализа частных случаев концепция «смещенной активности» теряет свое значение.

Эту точку зрения решительно подчеркивает Бир [215, 216], основываясь на своих исследованиях гнездостроительного поведения в период насиживания у обыкновенной чайки. В более ранних работах отмечалось, что такая гнездостроительная активность появляется в тех случаях, когда птице мешают продолжать насиживание или же когда яйца или гнездо чем-то отличаются от нормальных. На основании подобных наблюдений такое гнездостроительное поведение рассматривалось как реакция на лишение возможности продолжать насиживание (фрустрация) [1350] или на ситуацию, неадекватную для завершающей реакции [166]. Далее, гнездостроительное поведение в этом случае проявляется в виде сбора материала или постройки нового гнезда рядом с основным («побочного строительства»); активность же, связанная с насиживанием, выражается в «перекладывании» и «переворачивании» яйца в гнезде. Анализируя возникающи в таких ситуациях последовательности поведенческих реакций, Би обнаружил, что в их основе лежат общие причинные факторы; следс вательно, попытки группировать эти виды активности по функцис нальному признаку неоправданны. Например, побочное строител ство более тесно связано во времени с усиленным выниманием яйц из гнезда и перекладыванием его, чем со сбором материала для гне: да, а перекладывание теснее связано с побочным строительство чем с переворачиванием. Таким образом, здесь не имеет смысла г(ворить о взаимодействии побуждений, имеющих определенные фун циональные последствия, и нельзя судить о том, что «не относится к данной ситуации с функциональной точки зрения; такой подхо ничего не даст для анализа причинных отношений.

До сих пор мы говорили о смещенной активности как о побочно продукте конфликта или фрустрации, чуждом основному руслу а тивности организма. Однако имеются веские данные, свидетельс

вующие о том, что по крайней мере в одном случае дело обстоит поиному. Как мы видели, процесс ухаживания у самца трехиглой колюшки представляет собой последовательный переход от одних видов активности к другим; самец сначала выполняет зигзагообразный танец, а потом ведет самку к гнезду (рис. 176). В зигзагообразном танце заключен элемент агрессии по отношению к самке. Вильц [2630] в своих наблюдениях заметил, что самец, ведущий самку, часто останавливается и подталкивает самку к поверхности воды. Это поведение появляется чаще, если самец до того вступал в контакт с другим самцом, и реже, если ему предъявлялась самка. После такого подталкивания самка останавливается, а пока она стоит и ждет, самец подплывает к гнезду и совершает ряд действий, например вентилирует гнездо или проплывает сквозь него; эти действия, как будто не имеющие отношения к данной ситуации, часто относят к категории смещенной активности. Когда самец возвращается к самке, его тенденция к половому поведению возрастает, а к нападению убывает. Вильц предотвращал выполнение смещенной активности около гнезда, например заделав отверстие гнезда и лишив тем самым самца возможности проплыть через него; оказалось, что изменение мотивации зависит от выполнения смещенной активности. Это изменение необходимо для завершения церемонии ухаживания. Поскольку агрессивность — главенствующее побуждение при защите территории, половое побуждение самца, допускающего на свой участок самку, должно достигнуть определенного уровня, и «подталкивание» вынуждает самку ждать до тех пор, пока выполнение самцом смещенной активности не облегчит наступление мотивационного изменения.

17.8. ПЕРЕАДРЕСОВАННАЯ АКТИВНОСТЬ

В этом случае животное выполняет движения, соответствующие одной из конфликтных тенденций, но направленные не на тот объект, который ее первоначально вызвал, а на какой-то другой. Такое поведение часто можно наблюдать в зимних стаях птиц; когда одна из птиц оттесняется от корма птицей более высокого ранга, она, вместо того чтобы отомстить обидчику, направляет свою агрессивность на птицу более низкого ранга. Точно так же самец обыкновенной чайки, у которого тенденция атаковать своего брачного партнера подавлена, может нападать на других птиц [1807]. Во время агрессивных стычек серебристые чайки могут начать клевать какой-нибудь посторонний предмет [2393].

Различия между переадресованной активностью, реакциями на субоптимальные раздражители и смещенной активностью не всегда четко выражены. Так, переадресованное клевание в том виде, как оно описано у серебристых чаек, может встречаться также у самцов диких банкивских кур; у них на ранней стадии агрессивного поведения реакция клевания земли почти не отличается от нормального

клевания при кормлении, однако позднее она приобретает характерную «агрессивную» окраску. Создается, таким образом, впечатление, что «еда без корма» и агрессивное клевание образуют своего рода комбинацию. Энергичное клевание земли при агрессивном поведении часто сопровождается у петухов глотательными движениями, а когда они дерутся с окрашенным прутиком, то чаще клюют зерна того же цвета, что и прутик, чем зерна, выкрашенные другой краской. В подобных случаях такие категории, как «смещенная активность», «переадресованная активность», «реакции на субоптимальный раздражитель», по-видимому, сливаются [1411]. Фикен и Дилгер [698], описывая случаи «переадресованного» спаривания у воробьиных птиц, также выдвинули предположение, что эта «переадресованность» представляет собой специальный случай реакции на субнормальные раздражители.

Таких результатов следовало бы, по-видимому, ожидать, исходя из схемы Миллера [1742], предназначенной для объяснения того, каким образом определяется новая цель поведения. Он постулировал, что подавляемая реакция генерализуется и ее начинают вызывать объекты, имеющие определенное сходство с тем, который первоначально вызвал эту реакцию. Точно так же генерализуется и подавляющая реакция, но в этом случае градиент генерализации более крутой. Таким образом, подавленную реакцию легче всего вызывают объекты с некоторыми промежуточными характеристиками по сравнению с первоначальным объектом.

17.9. ПОЛОВАЯ ИНВЕРСИЯ

Для конфликтных ситуаций у животных характерны некоторые типы половой инверсии. Например, у птиц поведенческие акты, характерные для ухаживания и спаривания, могут до некоторой степени совпадать у особей обоих полов, причем степень такого совпадения у разных видов сильно варьирует. Поэтому оценить половую «инверсию» — дело довольно сложное. Однако, когда самец принимает позу, характерную для самки при спаривании, его поведение целесообразно описывать именно этим термином. Такое поведение встречается у самца зебровой амадины (когда самка не реагирует на его ухаживание [1785]) и у щеглов после попыток спариваться [1047]. Это явление можно понять, предположив, что половое возбуждение у животных обоих полов усиливает тенденцию демонстрировать типичные акты полового поведения, характерного как для самцов, так и для самок, но у самцов преобладают первые реакции, а у самок — вторые. Если характерное для данного пола поведение наталкивается на какое-либо препятствие, то может проявиться поведение, свойственное другому полу. Этот принцип применим и к другим видам ([152, 1787] и цит. выше).

Однако проблема половой инверсии достаточно сложна. У самок мышей и многих других видов млекопитающих наблюдается поло-

жительная корреляция между доминированием в агрессивных ситуациях и половым поведением, характерным для самцов [1632]; у других животных большую роль играют условия содержания.

17.10. РЕГРЕССИЯ

Существует большая литература о регрессии у животных, однако попытки проанализировать процессы, лежащие в основе этого явления, весьма немногочисленны. В самом деле, явления, относимые к этой категории, по-видимому, разнородны в физиологическом отношении; нет никаких априорных оснований предполагать, что возврат взрослого животного к ювенильным формам поведения имеет нечто общее с попыткой вновь прибегнуть к реакции, которая когда-то оказалась успешной в аналогичной ситуации. Анализ некоторых случаев ювенильного поведения у взрослых животных позволяет сделать вывод, что у них сохраняются, хотя и в скрытом виде, механизмы, контролирующие эти ювенильные виды активности, и что они вновь становятся активными, когда возникают препятствия при осуществлении поведенческого акта, характерного для поведения взрослого (см., например, [1124]).

17.11. РЕАКЦИЯ ЗАМИРАНИЯ

Если взять в руку дикую большую синицу или лазоревку, то птица минуту или больше может лежать на ладони с открытыми глазами, но, казалось бы, совершенно без сил. Если раздается резкий звук или если птицу подкинуть в воздух, то она немедленно улетает. Аналогичные реакции, часто сопровождающиеся потерей чувствительности, наблюдаются у самых разных животных, когда их берут в руки или поглаживают; реакции эти приписывают фрустрации или конфликту [67, 1976]. Как связаны такие реакции с позами затаивания, которые принимает животное, стремящееся избежать преследования, не исследовалось.

17.12. РЕАКЦИИ В ОТВЕТ НА ФРУСТРАЦИЮ

Когда животное не в состоянии завершить какую-то последовательность поведенческих актов из-за физического препятствия, отсутствия соответствующего раздражителя и т. д., его поведение может быть самым разнообразным. Например, могут возникнуть исследовательское поведение или поведение по типу «проб и ошибок», т. е. формы поведения, которые могут привести животное к ситуации, позволяющей завершить начатую цепь реакций. В других случаях может возникнуть реакция на раздражители, которые в норме неадекватны. Это позволяет животному завершить начатую активность, хотя, быть может, в функциональном отношении она и будет неэффективна. В других случаях может проявиться один из рассмотрен-

ных выше типов поведения, возникающих в конфликтных ситуациях, например смещенная активность или агрессивное поведение (см. разд. 15.5).

Фрустрации в большей степени, чем конфликтной ситуации, присуще усиление интенсивности поведения, которое в это время наблюдается у животного. Это прекрасно иллюстрируют эксперименты Марзокко [1668]. Крыс обучали получать пищу, нажимая на рычаг в камере Скиннера. После того как животные привыкли к обстановке и научились нажимать на рычаг, им давали подкрепление после первых трех реакций, а остальные реакции не подкреплялись. Средняя сила нажатия на рычаг возросла с 28 г (в первых четырех попытках) до 35,9 г (в попытках, следовавших за первой неподкрепленной). Затем сила нажатия постепенно ослабевала, но все же в первых десяти неподкрепляемых пробах оставалась большей, чем в первых четырех. Было обнаружено, что сила нажатия связана с продолжительностью периода лишения пищи, предшествующего фрустрации. Интерпретация этих результатов неясна. Хотя повышение интенсивности реакции можно рассматривать как влияние фрустрации на мотивацию, его можно приписать также предшествующему дифференцированному подкреплению более сильных нажатий в условиях отсутствия подкрепления (см., например, [292]).

17.13. ВЫВОДЫ

1. Обсуждались различные типы поведения, возникающие в конфликтных ситуациях.

2. Обычно в результате одновременного действия факторов, вызывающих различные типы поведения, подавляются все виды активности, кроме какой-то одной.

3. Иногда одна или обе конфликтные тенденции находят выражение в незавершенных формах поведения — начальных движениях, чередованиях, амбивалентных действиях или компромиссном поведении.

4. Конфликтные ситуации часто сопровождаются вегетативными реакциями.

5. Иногда в конфликтных ситуациях у животных возникает активность, которая со стороны кажется не относящейся ни к одной из конфликтных тенденций. Для интерпретации такой «смещенной активности» не требуется введения новых принципов: некоторые случаи можно приписать активации вегетативной системы, другие — «растормаживанию».

6. В некоторых конфликтных ситуациях движения, связанные с одной из конфликтных тенденций, «перенаправляются» на другой объект — переадресованная активность.

7. Конфликтные ситуации могут вызвать также нарушения полового поведения, регрессию, реакцию затаивания и агрессивное поведение.

Часть III

РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ

ГЛАВА 18

ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗВИТИЯ ПОВЕДЕНИЯ

До сих пор при исследовании непосредственных причин поведения мы изучали искусственно ограниченные промежутки времени. Для каждой единицы поведения мы отыскивали условия, события или процессы, внутренние или внешние относительно животного, которые протекали параллельно рассматриваемому поведению. Такой метод выявления причин поведения сразу же порождает дальнейшие вопросы, поскольку каждая причина должна иметь свою причину. Поэтому в последующих главах мы займемся проблемами индивидуального развития поведения.

Качественное описание процессов изменения поведения, происходящих с возрастом, по-видимому, составляет необходимый этап анализа факторов, влияющих на эти изменения, однако по-настоящему детальные описания развития поведения, пусть даже за небольшой промежуток времени, весьма немногочисленны [1]. Большин-

[1] Есть, конечно, исключения: необходимо упомянуть исследования Куо (Го-Цзин яна) [1426] на эмбрионе цыпленка, Найса [1850] на американском певчем воробье (*Melospiza melodia*), Эйбл-Эйбесфельдта [630] на белках (*Sciurus vulgaris*), Зауэра [2102] на серой славке (*Sylvia communis*), Мессмера и Мессмера [1709] на черном дрозде (*Turdus merula*), Круйта [1411] на диких банкивских курах (*Gallus gallus*), Хайнса [1079] и Харлоу и Харлоу [927] на макаках-резусах (*Macaca mulatta*), Гезелла [789] на детях, Боллса и Вудса [297] на крысах и Шнейрлы, Розенблатта и Тобак [2146] на котятах. В этих исследованиях предложены различные подходы к проблеме.

ство исследований посвящено обычно частным проблемам или аспектам поведения, а виды, на которых проводятся эксперименты, выбираются просто из соображений удобства. Такое заострение внимания на развитии какого-то одного типа поведения неизбежно сопряжено с опасностью рассматривать механизмы каждого из них как самостоятельные, изолированные от механизмов, определяющих другие типы поведения, и дифференцирующиеся независимо от них. Об этой опасности неоднократно писали Шнейрла (см., например, [2136, 2139, 2140]) и его ученики. Как бы ограничен ни был рассматриваемый аспект поведения, важно помнить, что развитие на любой стадии предполагает сложнейшее переплетение причинных отношений, сложнейшие взаимодействия как в самом организме, так и между организмом и средой.

Между тем, не забывая о сложности проблемы, мы вынуждены прибегать к абстракции и упрощению, чтобы анализировать связанные с развитием процессы. Здесь нас подстерегает другая опасность, так как до самого последнего времени вопросы о развитии поведения задавались в дихотомической форме, например: является ли данное поведение «инстинктивным» или «разумным», «врожденным» или «приобретенным»? О том, что такое противопоставление не только ложно, но и бесплодно, писали многие авторы (см., например, [187, 974, 1054, 1064, 1480, 2138, 2139, 2395]), но все же этот вопрос следует рассмотреть более детально.

Прежде всего деление поведения на врожденное и приобретенное может привести к недооценке важных влияний внешней среды на развитие, если заранее считать, что на развитие поведения оказывают влияние факторы только двух типов: генетические и связанные с обучением. С этой концепцией в последнее время вновь выступили Лоренц [1571, 1572], а также Торп [2376], который важнейшую цель этологии видит в том, чтобы научиться «различать формы активности, закодированные в зародышевой плазме (истинно врожденные компоненты), и те, которые определяются внешней средой (путем запечатления или с помощью других видов обучения)». Однако влияние факторов внешней среды на развитие может осуществляться самыми различными путями, и многие из них не укладываются в рамки общепринятых представлений об обучении. Возьмем в качестве примера такой крайний случай: в зависимости от температуры, при которой развивалась культура одного из штаммов плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*), взрослые особи могут летать либо нормально, либо ненаправленно и хаотично, либо вообще не способны летать. Точно так же навыки, которые приобретают крысы, могут зависеть от условий питания в процессе развития организма [1470]. Если считать, что любое влияние внешней среды на организм осуществляется через обучение (как это следует из некоторых определений обучения), то концепция обучения становится слишком широкой и тем самым попросту обесценивается.

Второе возражение против системы классификации, построенной

по типу «либо — либо», состоит в том, что врожденное поведение фактически определяется только негативно; реакция считается врожденной или неприобретенной, если в ее онтогенезе не удается обнаружить влияния процесса обучения (или других влияний внешней среды). Часто поведение определяется как врожденное на основании «депривационных экспериментов»; при этом сравнивают животных, выращенных в нормальных условиях и в среде, в которой отсутствовали некоторые считающиеся важными факторы. Однако никакими сериями депривационных экспериментов невозможно исключить все влияния внешней среды на организм. И эта трудность не только теоретическая; приходится повторить ставшее тривиальным положение, что развитие в целом зависит как от природы организма, так и от условий. Развитие яиц у птиц возможно только в определенном диапазоне температур; точно так же для любого организма существует критический диапазон внешних переменных, вне которого развитие нарушается или прекращается. Аналогично существуют границы внешних условий, в пределах которых разовьется любая форма поведения. В некоторых случаях эти границы совпадают с границами жизнеспособности организма и данное поведение возникает при любой степени депривации, если она вообще совместима с жизнью, однако обычно они у́же. Исходя из этих соображений, иногда полезно оценивать различные единицы поведения с точки зрения их лабильности или, напротив, устойчивости при тех или иных внешних воздействиях [1053]. Конфигурация некоторых движений настолько стабильна, что ее невозможно изменить никакими внешними условиями в границах жизнеспособности организма; в частности, нельзя добиться их изменения при помощи обучения ([1571]; см. разд. 3.1). В других случаях форма или характер движения лабильны и в значительной степени изменяются под влиянием внешних воздействий; крайним случаем такого рода является человеческая речь.

Далее, деление поведения на врожденное и приобретенное сводится, в сущности говоря, к классификации рассматриваемых единиц поведения и отнесению их к той или иной категории; оно не предполагает анализа факторов и процессов, связанных с их развитием. Поскольку проявление любой реакции зависит и от природы организма, и от условий, подобный альтернативный (или организм, или среда) подход, несомненно, оказывается несостоятельным.

Если сосредоточить внимание не на единицах поведения, а на *факторах или процессах*, часто имеет смысл разграничивать последствия «созревания» (рост и дифференцировка тканей) и последствия «опыта» (стимуляция, исходящая от среды, в которой происходит развитие). Впрочем, даже такое деление полезно, пока мы не забываем, что это не более чем удобная абстракция [2142, 2143]. Процессы созревания протекают (по определению) во внутренней среде организма и зависят от нее; они сохраняют независимость от внешних по отношению к организму факторов лишь до тех пор, пока внутренняя среда остается относительно постоянной — в определенных пре-

делах, поддерживаемых механизмами гомеостаза. Кроме того, последствия дифференцировки тканей могут зависеть от индивидуального опыта; например, глаз, развившийся в процессе роста и дифференцировки тканей, может не начать функционировать до тех пор, пока не подвергнется действию света (см. разд. 20.2). В любом случае классификация процессов по принципу дихотомии приводит к той серьезной трудности, что этот принцип предполагает существование противоположных и взаимоисключающих категорий, тогда как фактически рассматриваемые процессы взаимодействуют, образуя реагирующую систему. Как будет показано, обучение зависит от генетической конституции организма, а поведение может быть неприобретенным и тем не менее зависеть от процессов обучения на ранней стадии онтогенеза [1571].

Несмотря на все эти затруднения, факт остается фактом: существует всего два источника факторов, определяющих признаки организма, и эти источники — зигота и среда [1960]. Поэтому некоторые исследователи прибегают к дихотомической классификации «источников информации». Например, Лоренц [1571, 1572], который вообще рассматривает любое вызванное воздействием среды изменение механизмов, определяющих поведение, как обучение, подчеркнул, что организм черпает «информацию» только из двух источников: из своей генетической структуры и своего окружения. Поэтому, с его точки зрения, «врожденное» и «приобретенное» определяются «происхождением информации, позволяющей организму приспосабливаться к любым возникающим в среде ситуациям». Еще дальше пошел в этом направлении Торп [2376]; он считает, что возможно определить, какое количество информации, определяющей признаки взрослого организма, должно поступать из внешней среды и какое — из генома.

Рассмотрим сначала утверждение Торпа, что для оценки роли генома и среды при формировании различных актов поведения можно использовать математические методы теории информации. В этом случае можно отметить по меньшей мере три трудности.

Первая из них относится к области теории: она связана с возможностью взаимодействия генетической и внешней информации. Выше мы отмечали, что развитие зависит от взаимодействия организма и среды. Как справедливо замечает Хебб [974], вопрос о том, в какой мере данное поведение зависит от генетических факторов, а в какой — от факторов среды, столь же бессмыслен, как и вопрос, от чего больше зависит площадь — от длины или от ширины. Если речь идет об изменчивости внутри популяции, то можно утверждать, что изменчивость по исследуемому признаку выражается суммой величин, соответствующих генотипической изменчивости, фенотипической изменчивости и изменчивости взаимодействия генотипа со средой [335, 1385]; впрочем, это уже другая проблема.

Вторая трудность — практическая, связанная с применением к такой задаче методов теории информации. Для того чтобы оценить

информацию, необходимую для описания данного состояния или данной формы поведения, следует знать число всех возможных состояний и всех возможных форм поведения. Расчет количества информации, содержащейся в яйцеклетке, начинается с определения относительного числа всех тех атомов, из которых она состоит. Однако эти атомы уже отобраны из всех тех возможных атомов, которые могли бы входить в ее состав. Еще в большей степени это относится к взрослому организму; например, для анализа песни зяблика нужно определить некоторые ее параметры, но кто возьмется оценить число возможных параметров, которые могут характеризовать его песню? И как можно предположения, сделанные при оценке количества информации, содержащейся в определенном акте поведения, сопоставлять с предположениями, сделанными при оценке информации, содержащейся в зиготе или в среде?

Третье затруднение подробно рассмотрено самим Торпом. Как показывают оценки, содержание информации в организме в процессе развития от зиготы к взрослому организму сильно возрастает, даже у растений, которые можно выращивать в очень простых и однородных по составу средах. Ни наследственный материал, ни окружающая среда не могут, видимо, непосредственно обеспечить такого увеличения информации, которое характерно для взрослого организма. По мнению Торпа, «такое положение вещей, по-видимому, приводит нас к новому варианту старой виталистической концепции, согласно которой живые организмы не подчиняются физическим законам»; он считает, что в настоящее время это затруднение неразрешимо. Таким образом, попытки с помощью теории информации количественно оценить, в какой мере тот или иной признак взрослого организма определяется геномом, а в какой — средой, сопряжены на практике со значительными трудностями.

Возвращаясь к лоренцевскому более описательному делению «источников» информации, важно помнить следующее. Во-первых, Лоренц использует понятие «обучения» очень широко, включая в него «все адаптивные модификации поведения». Во-вторых, Лоренц главным образом занят вопросами, весьма далекими от проблематики, занимающей большинство исследователей поведения с физиологическим уклоном. Его откровенно не интересуют те взаимоотношения организма со средой, которые важны для развития. Его в первую очередь интересует поведение с точки зрения адаптации, а также те средства, которыми она достигается. Например, обнаружив, что выращенный в полной зрительной изоляции самец колюшки реагирует на модель колюшки с красным брюшком гораздо агрессивнее, чем на модель с брюшком без красного пятна (см. разд. 4.1), он утверждает, что важная информация (по его мнению, агрессивная реакция на колюшку с красным брюшком имеет адаптивное значение) не могла быть почерпнута из среды и должна была определяться «врожденным источником». (Приведенный пример позволяет нам гораздо лучше понять, что имеет в виду Лоренц, говоря о «врожден-

ном», чем такое определение: «Врожденное должно существовать до любого индивидуального обучения, чтобы сделать обучение возможным» [1572].)

Лоренцевская дихотомия позволяет более рельефно выделить важное положение, которое легко упустить при изучении развития. Поскольку поведение, указал он, в целом адаптивно (в биологическом смысле), требуется как-то объяснить, почему факторы среды, связанные с развитием поведения, действуют таким образом, что результат оказывается для организма благоприятным, а не вредным. Показать, что развитие данной адаптивной формы поведения зависит от специфических факторов среды,— это еще далеко не все; следует выяснить, почему развивающийся организм реагирует на эти факторы именно адаптивно. В частности, почему животное стремится обучиться тому, что для него полезно? Лоренц рассмотрел данные, показывающие, что способности к обучению не генерализованы и не диффузны, а ограничены лишь некоторыми аспектами поведения (см. разд. 24.3), что такое ограничение действительно адаптивно и в конечном счете генетически детерминировано. С его точки зрения, любое обучение осуществляется механизмами, содержащими «информацию, приобретенную в процессе филогенеза».

Хотя все эти положения представляют несомненный интерес, следует отметить некоторые связанные с точкой зрения Лоренца затруднения. Во-первых, иногда с обсуждения дихотомии «источников информации» он сбивается на обсуждение вопросов, относящихся к дихотомии типов поведения, но между этими явлениями следует проводить четкую границу. Во-вторых, многое зависит от выбора примеров. В случае самца колюшки, который никогда раньше не видел, как выглядит самец-соперник, но тем не менее адекватно реагирует на него, не требуется особой проницательности, чтобы приписать адекватность реакции «врожденной информации»; в этом случае вывод напрашивается сам собой. Но рассмотрим случай с грызуном, выращенным матерью, который реагирует на новую ситуацию таким образом и в такой степени, что его реакцию можно назвать приспособительной. Известно, что опыт, приобретенный в ходе материнского воспитания, может повлиять на реакцию (разд. 22.2). Если мы опишем всю сумму раздражений, которые детеныш получает в гнезде, сможем ли мы обнаружить информацию о природе потенциально опасных ситуаций, с которыми он может столкнуться, став взрослым?

В-третьих, принятое Лоренцем дихотомическое деление отчасти является результатом выразительности его же собственных метафор. Опираясь на данные, полученные, например, при изучении таких ситуаций, как случай с колюшкой, когда роль обучения ограничена, он приходит к выводу, что какой-то вид поведения зависит от содержащегося в геноме «плана», для реализации которого требуются только «строительные блоки» из окружающей среды. Но если характер возникающего в результате поведения зависит в конечном счете от

природы этих «строительных блоков», то нельзя говорить о его независимости от «информации», поступающей из внешней среды.

В-четвертых, предложенная Лоренцем дихотомическая классификация приводит к затруднениям в интерпретации депривационных опытов. Например, в случае с колюшкой (см. выше) Лоренц утверждает, что если самец выращен в изоляции («если мы утаили от нашей колюшки всю информацию об окраске соперника») и тем не менее впоследствии адекватно реагирует на разные модели, то «можно сделать вывод, что информация о цвете брюшка соперника была заложена в геноме». По мнению Лоренца, такими экспериментами вообще можно выявить только, какие формы поведения *не* могут возникнуть путем обучения. Если бы в результате депривации колюшка реагировала неадекватно, то, как он считает, мы не имели бы права утверждать, что реакция зависит от опыта других особей, поскольку депривация могла «утаить» «строительные блоки», необходимые для реализации «плана». Большинство утверждало бы как раз обратное, т. е. что так называемые депривационные эксперименты показывают нам, что влияние внешней среды имеет значение.

Таким образом, предложенная Лоренцем система классификации «источников информации» приводит к ряду логических трудностей и, кроме того, такой подход связан с адаптивностью поведения, а не с его развитием. Для большинства тех, кто изучает развитие, главная задача состоит в выявлении изменений, происходящих во времени. Каждая стадия развития организма зависит от предшествующих стадий и сама является результатом взаимодействия целого организма или его части с окружающей средой. Итак, поведение зрелого организма ни в коем случае нельзя считать последствием ряда прямолинейных процессов развития, ведущих от гена прямо к форме поведения взрослого животного и лишь в некоторых случаях изменяемых внешними воздействиями. Скорее следует говорит о сложном сплетении причинных связей, когда на любой стадии каждая часть организма может взаимодействовать с другими его частями и с внешней средой. Какие же вопросы следует задавать, чтобы они были и по существу и информативны?

Прежде всего, если мы изучаем два организма, поведение которых различается, то можно спросить, возможно ли проследить эти различия вплоть до различий на генетическом уровне или же они объясняются влиянием внешних факторов. Вероятно, количественный метод окажется наиболее плодотворным именно при исследовании таких различий, а дихотомия различий будет полезна там, где бесполезны другие рассмотренные нами типы дихотомии [1064, 1078, 1271].

Свидетельства того, что различия в поведении следует приписать генетическим различиям, можно в конечном счете получить, выращивая в одинаковых условиях животных, заведомо различающихся генетически (см., например, [421, 673, 754]). Так, взрослые особи большой синицы придерживают корм лапами, а взрослые зяблики

никогда этого не делают, даже если они вылупились из яйца в гнезде большой синицы и были выращены ею. Можно заключить, что это различие в поведении не зависит от условий, в которых птенцы находятся после вылупления из яиц, и речь здесь, вероятнее всего, должна идти о генетических факторах. Однако такие данные не следует переоценивать. Существование различий в поведении животных разных видов или инбредных линий, несомненно, свидетельствует о генетическом влиянии на поведение, но вовсе не доказывает, что факторы среды не играют никакой роли. Не исключено, что на описанные различия в поведении большой синицы и зяблика каким-то образом влияет внутрияйцовая среда, и чтобы выяснить, каким образом на нее в свою очередь влияют генетические факторы, требуются дальнейшие исследования. Кроме того, мы не в праве сделать вывод, что в развитии поведения взрослой большой синицы не участвует обучение,— способность к обучению может определяться генетическими факторами, имеющимися у большой синицы, но отсутствующими у зяблика. Фактически и наблюдения [1078], и эксперименты [2465] показывают, что в развитии этого навыка принимает участие и обучение (см. разд. 19.3).

Для доказательства влияния факторов среды применяется противоположный метод. Если взять двух животных с одинаковым генотипом или две выборки животных одной и той же линии и вырастить их в разных условиях, то различия в поведении можно будет приписать влиянию среды. Если, например, часть цыплят вырастить в группе, а другую часть в условиях, когда они не могут видеть друг друга, и если после этого окажется, что последние следуют за двигающейся моделью, а первые — нет, то различия в поведении можно объяснять различиями в условиях выращивания [880]. Однако если никакой разницы обнаружить не удастся, то нельзя, разумеется, утверждать, что условия выращивания совсем не имеют значения; в таком случае можно лишь говорить, что диапазон используемых условий выращивания пригоден (или не пригоден) с точки зрения используемых критериев. Такие эксперименты не могут также дать нам сколько-нибудь значительной информации о том, как действуют факторы среды. Гуйтон [880] считает, что цыплята, выращенные в группе, не следуют за моделью потому, что уже обучились следовать друг за другом, но это лишь одно из возможных объяснений.

Теперь мы подходим ко второй группе вопросов, связанных с проблемой развития поведения, а именно: как же происходит развитие? Следует спросить, каким образом различия в генетической конституции влияют на поведение взрослого животного, какие факторы внешней среды действуют при этом и каким образом.

Поскольку организм — интегрированная система, любое изменение наследственного материала может вызвать самые разнообразные последствия. Следовательно, можно ожидать, что поведенческие признаки зависят от замены более чем одного гена, а замена одного гена должна влиять более чем на один поведенческий приз-

нак. Хотя поведенческие признаки сильно варьируют в этом отношении (некоторые очень устойчивы и на них не сказывается замена нескольких генов, тогда как другие изменяются при большинстве замен), все же было обнаружено, что большинство поведенческих различий имеет полигенную основу (см., например, [1311]). Однако часто число генов, определяющих различия в поведении животных разных линий, оказывается незначительным, и даже различие в одном гене может заметно отразиться на поведении. Так, увеличение неудач при попытках спариться у самцов *Drosophila melanogaster*, мутантных по гену желтой окраски, объясняется ослаблением интенсивности ухаживания, вызванным заменой одного этого гена [163].

По одному или по нескольким генам различаются организмы, это генетическое различие может проявляться многими путями; например, могут произойти изменения в органах чувств, эффекторах, пропорциях тела, общей возбудимости, а также в нервной системе. Так, различия в поведении запасания у двух видов тауи *(Pipilio)* связаны с различием в весе и в мускулатуре ног [515], а различия в предпочтении к семенам у европейских воробьиных птиц связаны с различиями в размерах клюва ([1309, 1053]; см. разд. 28.2). Кроме того, выбранные линии животных могут различаться не только и не столько по тому признаку, который измерялся. Например, Сирль [2174] показал, что крысы двух линий, отобранные по способности обучаться в лабиринте, различались также в отношении пугливости, и пониженная способность к обучению у крыс «неспособной» линии могла объясняться повышенной возбудимостью в экспериментальных условиях.

У животных, у которых детеныши зависят от материнской заботы, генетические различия могут сказываться на поведении весьма окольными путями. Ресслер [1990] исследовал поведение мышей двух линий, которые были выращены приемными родителями тех же двух линий во всех четырех возможных комбинациях. Если приемные родители принадлежали к той же линии, что и их воспитанники, то 60-дневные мышата проявляли более выраженную исследовательскую активность, больше весили и выживаемость их была выше. Ресслер пишет, что эти различия могут быть приписаны различиям в степени контакта родителей и детенышей. Однако этот фактор зависит и от того, к какой линии принадлежат родители, и от того, к какой линии принадлежат детеныши. Таким образом, даже с помощью метода перекрестного воспитания не удается полностью разделить генетические факторы и постнатальные влияния.

В одной из своих работ Ресслер [1991] выявил четыре параметра инструментального обучения, зависящие от того, к какой линии принадлежали мыши, вырастившие родителей подопытных мышей. Таким образом, различия в условиях, в которых росли детеныши, выращиваемые родителями, принадлежавшими к двум разным линиям, оказали впоследствии влияние на их поведение, в том числе на

родительское, так что вызвали сходные изменения поведения и во втором поколении. Следовательно, влияние окружающих условий может передаваться через поколение. Дененберг и Розенберг [554] показали, что такие влияния могут передаваться и через два поколения; например, на поведении внуков может отразиться то, достаточно ли часто их бабушек брали в руки. В этом случае стимуляция, полученная «бабушками» в раннем возрасте, отражалась на поведении «внуков» лишь в том случае, если матери (второе поколение) в раннем возрасте некоторое время содержались в более свободных условиях. Эти данные показывают, что не следует слишком поспешно приписывать различия между линиями только генетическим факторам [334, 1990]. О сложности этой проблемы свидетельствует тот факт, что линия, к которой принадлежит детеныш, сказывается на поведении его родителей (приемных) не только во взаимоотношениях типа «детеныши — родители» [1175].

Итак, различия в генетической конституции могут по-разному отражаться на развитии; это справедливо и для влияния внешних условий. Они могут, например, воздействовать непосредственно на процесс развития, вызывать изменения гормонального баланса или обеспечивать возможность обучения. При исследовании развития поведения следует четко разграничивать все эти и другие возможности.

В следующих главах мы рассмотрим некоторые вопросы, относящиеся к развитию различных сторон поведения. Поскольку процессы развития очень сложны, необходимо разработать аналитический подход и сначала рассмотреть развитие отдельных фрагментов механики поведения. Их интеграция будет рассматриваться позднее. Методы, используемые обычно при исследовании поведения, представляют собой различные варианты депривационного эксперимента, который в сущности ставит следующий вопрос: как будет развиваться поведение, если удалить тот или иной фактор, считающийся важным для его развития? Поэтому нас будет в большой степени интересовать проблема стабильности процессов развития при изменении внешних условий. Обнаружив, что тот или иной фактор влияет на рассматриваемое поведение, можно исследовать, каким именно образом он действует.

18.1. ВЫВОДЫ

1. Идея деления поведения на «врожденное» и «приобретенное» неплодотворна потому, что при этом:

а) игнорируются все влияния среды, кроме тех, которые связаны с обучением;

б) категория «врожденного» определяется исключительно негативно;

в) производится классификация не процессов, от которых зависит развитие, а единиц поведения.

2. Дихотомический принцип классификации процессов также имеет ограниченное значение.

3. Рассматриваются возможности теории информации для оценки роли генотипа и внешних факторов в развитии организма.

4. Когда речь идет о развитии поведения, полезнее всего обращать внимание на различия. Если имеются два организма с различающимся поведением, то нас должно интересовать, чем определяются эти различия — генетическими факторами или факторами опыта — и как эти факторы действуют.

ГЛАВА 19

РАЗВИТИЕ ФОРМЫ И ОРИЕНТАЦИИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ АКТОВ

Если у представителей одного вида данный двигательный акт заметно различается, то можно попытаться связать эти различия с различиями генотипа или среды и тем самым приступить к анализу факторов, контролирующих его развитие. Обычно именно изменения внешних факторов играют важную роль; поэтому можно попытаться оценить, как они действуют. Ребенок говорит на том языке, на котором говорят в его семье; в этом случае можно без колебаний исключить влияние генотипа и приступить к анализу «подражания». Значительно реже индивидуальные различия формы двигательного акта удается связать с различиями на генетическом уровне, но и здесь можно попытаться выяснить, каким образом генетические факторы оказывают свое действие; например, нарушение движений при ходьбе у мышей может быть результатом аномалий как эффекторов, так и органа равновесия.

Если у представителей одного вида двигательный акт не имеет устойчивых различий, то влияющие на его развитие факторы выявить труднее. Константность в данном случае говорит лишь о том, что в имеющемся диапазоне различий генотипов и внешних условий возможно нормальное развитие этого акта, поэтому имеет смысл выяснить, как отразится на развивающемся организме лишение его важных воздействий внешней среды, для чего обычно искусственно ограничивают сенсорный приток; некоторые виды внешних влияний можно исключить прямым наблюдением. Если какое-либо движение, появляясь впервые в обычных условиях, сразу же имеет характерную форму, то можно говорить, что опыт, возникающий в результате нормального функционирования, в данном случае несуществен. Рассмотрим некоторые примеры.

19.1. ДВИЖЕНИЯ, ФОРМА КОТОРЫХ НЕ ОПРЕДЕЛЯЕТСЯ «ПРАКТИКОЙ» ИЛИ «ПРИМЕРОМ»

У бабочки брюквенницы *(Pieris napi)*, когда она появляется из куколки, движения полета уже полностью сформированы, а происходящее в течение первых нескольких дней совершенствование этих движений связано, вероятно, не с их изменениями, а с затвердением кутикулы крыльев [1919]. Таким образом, опыт практически не влияет на развитие характера движений. Аналогично у аксолотлей плавательные движения появляются еще до выхода из икринок [446, 2420]; у шпор-

цевой лягушки (*Xenopus laevis*), только что завершившей метаморфоз, можно сразу же вызвать движения, характерные для ловли добычи, тогда как головастики этого вида питаются, фильтруя воду [638]. У птенцов гнездовых птиц видоспецифичная реакция выпрашивания корма появляется еще до того, как их начинают кормить родители: выпрашивая корм, птенцы обычно вытягиваются вверх, используя стенки гнезда как опору, однако присутствие опоры не обязательно для проявления этой реакции (Вайнс, в печати). Птенцы могут также «чистить» не отросшее еще оперение и затаиваться, впервые услышав тревожный крик родителей (см., например, [153, 1850]). У низших позвоночных, по наблюдениям над особями, история развития которых была полностью известна экспериментатору, многие сигнальные движения (гл. 27) появлялись при первом же предъявлении соответствующих раздражителей (см., например, [493]), хотя у чаек [1811] и обыкновенного гоголя [503] такие движения вначале более изменчивы, чем после развития их сигнальных функций.

Большинство известных фактов относится к беспозвоночным и низшим позвоночным, однако сходные примеры хорошо известны и среди млекопитающих. Эйбл-Эйбесфельдт [630, 632, 633] обнаружил, что у белок (*Sciurus vulgaris*) и хомяков (*Cricetus cricetus*) характерные движения, используемые при демонстрациях и уходе за потомством, не отличаются от нормальных по своей форме также у особей, выращенных в изоляции. Эйбл-Эйбесфельдт перечислил 65 движений песчанки (*Meriones persicus*), которые, по-видимому, не зависят от опыта. Готье-Пильтер [770] отметила, что у одногорбого верблюда перечисленные ниже движения «спонтанно» появляются после рождения в следующие сроки: верблюжонок начинает жевать на 10-й, кататься по земле на 74-й, подергивать головой на 120-й, зевать на 160-й, ударять хвостом на 198-й, встряхиваться на 304-й, кивать и потряхивать головой на 100-й, сосать на 100-й, лягаться на 156-й, мочиться на 185-й и потираться шеей о тело матери на 294-й минуте. Поднимается новорожденный верблюжонок в три приема — на 10-й, 87-й и 95-й минутах после рождения, а окончательно встает на ноги на 100-й минуте. Хотя многие из этих движений могли происходить и в пренатальный период, а некоторые и тогда могли иметь функциональное значение, большинство все же появляется без предварительной практики. Известны также многие другие подобные примеры.

У новорожденного ребенка имеется целый ряд стереотипных движений, причем их можно наблюдать даже у недоношенных детей. К ним, в частности, относятся повороты головы вправо и влево, которые, хотя и неспецифичны для пищевой реакции, используются также при поисках материнского соска и при сосании. Другой пример — хватательный рефлекс, возникающий в ответ на раздражение вестибулярного органа и (или) мышц шеи; этот рефлекс почти наверняка является рудиментом движения, которым детеныши прима-

тов цепляются за шерсть матери [1951]. Через несколько недель после рождения у ребенка постепенно появляется улыбка, но она также не зависит от примера и подражания, поскольку ее можно наблюдать и у слепых детей [28, 744].

Возвратимся к экспериментальным исследованиям. Громан [866] помещал птенцов голубей в тесные коробки, лишая их тем самым возможности двигать крыльями. Когда голуби, содержавшиеся в нормальных условиях (контроль), уже научились пролетать некоторое расстояние, выпускались из заточения подопытные птицы. Оказалось, что их полет практически ничем не отличается от полета контрольных голубей.

Объектом другого эксперимента послужило развитие плавательных движений у личинок земноводных [410, 411]. Первоначально эти движения в несовершенной форме появляются, когда зародыш еще находится в икринке, и постепенно — до и после выхода из икринки — они совершенствуются. Начиная со стадии, предшествующей развитию периферической нервной системы, животных опытной группы держали в растворе хлорэтона, что исключало всякие мышечные движения. Когда контрольные личинки, выращенные в нормальных условиях, уже хорошо плавали, личинок из хлорэтона перенесли в чистую воду. Оказалось, что, как только прекратилось действие наркотического препарата, подопытные личинки стали плавать ничуть не хуже контрольных. Фромм [750] повторил это исследование и обнаружил у личинок из опытной группы некоторые качественные изменения движений; однако не вызывает сомнения, что в основных чертах координация плавательных движений не зависит от какой бы то ни было тренировки.

Данные, полученные в экспериментах с хирургическим вмешательством, свидетельствуют о том, что некоторые стереотипные действия независимы от эффектов, возникающих при их выполнении. Вейсс [2537, 2538] менял местами зачатки левых и правых передних конечностей у эмбриона саламандры на стадии закладки переднезадних осей конечностей. Впоследствии у животных развивались нормальные конечности, но их передние стороны были повернуты назад. После развития иннервации пересаженные конечности двигались так, словно они оставались на прежнем месте, вызывая перемещение назад при движении всего тела вперед, и наоборот. Эксперимент длился больше года, и за это время никакой корректировки неадекватных движений трансплантированных конечностей не произошло. Вейсс [2539] обнаружил, что такие движения развиваются и в отсутствие сенсорной иннервации и что они сохраняются после перерезки спинного мозга непосредственно перед хвостовыми сегментами [2539]. Сходные результаты получены на рыбах [2268]; см. также описание работ Шекели, разд. 3.3.

Хотя эти опыты относятся в основном к механизмам «спинной мозг — конечности», которые относительно мало подвержены изменениям, они показывают, что многие движения не только развива-

ются независимо от обучения, но и впоследствии не изменяются под его воздействием. Даже млекопитающие сравнительно рано утрачивают эмбриональную пластичность, так что перестройка связей между центром и периферией компенсируется впоследствии с очень большим трудом, если это вообще происходит. Обезьяны, у которых поменяли местами двигательные нервы бицепсов и трицепсов, научились подавлять неправильные движения локтя, но правильных движений они производить не могли [2262].

Независимость точной формы многих видоспецифичных движений от их результатов была показана также в экспериментах с гибридами между видами, различающимися по соответствующим стереотипам движений. К сожалению, таких случаев исследовано мало, так как виды, у которых гомологичные движения заметно различаются, слишком далеки друг от друга, чтобы была возможна гибридизация. Интересен пример с попугаями-неразлучниками (род *Agapornis*). Представители некоторых видов этого рода (например, *A. roseicollis*) добывают материал для постройки гнезда, разрывая на длинные полоски бумагу, куски коры, листья и т. д. Попугайчик хватает эту полоску за один конец клювом, засовывает в оперение спины и надхвостья и таким образом переносит в гнездо. Засовывая полоски, попугайчик взъерошивает оперение, а затем прижимает перья, придерживая таким образом строительный материал. Представители других видов (например, *A. fischeri*) разрывают материал точно так же, но переносят его в клюве. Дилгер [586] изучал гибридов этих двух видов с момента, когда они начинают заготовлять гнездостроительный материал. Хотя гибридным особям не удавалось переносить куски коры и бумаги в оперении, они практически всегда, прежде чем начать перетаскивать материал в клюве, пытались воспользоваться этим приемом. Иногда движения, которыми они засовывали полоски, были несовершенными, но чаще неудачи объяснялись, например, тем, что, хотя сами движения были правильными, птица, засунув полоску в перья, не выпускала ее из клюва, или пыталась засунуть ее в неподходящий участок оперения, или хватала полоску за середину, а не за конец. Таким образом, часто движения были совершенно правильны, но несоответствие в выборе материала или в его ориентации делало их безуспешными.

Исследование стереотипных движений ухаживания у гибридов птиц также позволило получить интересные результаты. Например, Шарп и Джонсгард [2190] изучали поведение второго поколения гибридов кряквы (*Anas platyrhynchos*) и шилохвости (*Anas acuta*). Те демонстрации, которые у обоих родительских видов были одинаковыми, не изменились и у гибридов; если у родительских видов демонстрации протекали с разной интенсивностью, то у гибридов они характеризовались промежуточной интенсивностью. Если определенная демонстрация встречалась только у одного из родителей, то у гибридов она либо проявлялась полностью, либо вообще отсутствовала, либо была искажена. Лоренц [1569] показал, что у гибри-

дов некоторых видов рода *Anas* можно наблюдать демонстрации, которые не встречаются ни у одного из родителей, но характерны для близких видов (см. также [1050] — работа по гибридам вьюрковых; [1435] — по гибридам горлиц, [1132] — по гибридам различных видов *Gryllus*).

19.2. ПРОЦЕССЫ СОЗРЕВАНИЯ

В том случае, когда для развития координации требуется мало или почти не требуется опыта, главную роль здесь должны играть процессы роста и дифференцировки нервной ткани и систем эффекторов, происходящие в гомеостатически контролируемой внутренней среде. Достаточно подробно эти процессы были проанализированы Кохиллом [446] в его классическом исследовании на аксолотлях. Последовательные стадии в развитии плавательных движений — стадия раннего (рефлекторного) изгиба, стадия петли, стадия S-образного перегиба,—как оказалось, появляются параллельно с развитием новых связей в нервной системе, которые, вероятно, участвуют в осуществлении соответствующих движений (см. также [799, 938, 2569, 2666]).

Все это ставит перед нами вопрос о процессах, направляющих образование нервных связей. Они, несомненно, разнообразны, но некоторые из них хорошо известны, например тенденция растущих волокон прорастать в направлении органов, находящихся на стадии быстрой пролиферации, и стимулирующее влияние прорастающих волокон на рост дендритов. При росте периферических нервов главную роль играют, видимо, механическая направленность и химическое сродство (см. следующую главу; [2264]). Определенное значение могут иметь и другие типы взаимодействий между нейронами; если у млекопитающего перерезать задний корешок спинного мозга, вследствие чего периферическое поле утрачивает иннервацию, последняя может восстановиться за счет волокон от соседнего корешка. Тот факт, что до перерезки этого не происходит, объясняется, вероятно, какими-то тормозными взаимодействиями. До недавнего времени эти процессы изучались только гистологическими методами; как показал метод культур нервной ткани млекопитающих, они находятся в непрерывном движении. Подобные исследования, как можно ожидать, дадут нам большой и важный материал относительно факторов, определяющих образование новых связей [601].

Другим источником информации служит анализ функций после хирургического вмешательства. Рост спинальных волокон у амфибий вначале, по-видимому, не носит избирательного характера. Хотя окончание данного аксона отчасти определяется проксимодистальной последовательностью развития конечности, определенная степень свободы здесь сохраняется. Кроме того, как было показано в экспериментах с трансплантацией добавочных или перевернутых конечностей, нормальная координация мышечных сокращений (хотя и приводящая в конечном итоге к ненормальному движению

конечности) достигается и в таких условиях, когда рост аксона происходит совершенно необычным путем (см. разд. 3.3, [2260, 2264, 2266, 2537, 2538, 2585]). На этом основании можно было предположить, что характер центральных связей мотонейронов должен соответствовать распределению их периферических связей. С этой точки зрения мотонейроны должны различаться в зависимости от тех мышц, которые они иннервируют; однако, ка́к в точности это происходит, до сих пор не известно. Согласно альтернативной точке зрения, у мотонейрона рано определяется предпочтение к определенной мышце. У низших позвоночных каждый мотонейрон образует синапсы с многими мышечными волокнами, а каждое мышечное волокно иннервируется несколькими нейронами. На месте встречи мотонейроны могут как взаимодействовать, так и конкурировать друг с другом, и в результате каждый нейрон «находит» свое мышечное волокно. Согласно этому представлению, нормальная функция мышцы после трансплантации или регенерации восстанавливается благодаря тому, что ее реиннервируют соответственно «маркированные» ветви соответствующих двигательных волокон [1646, 2323].

Если даже мотонейроны имеют заранее установленный паттерн разрядов, остаются вопросы, связанные с функционированием механизмов центральной координации. До сравнительно недавнего времени многих исследователей занимал вопрос: складываются ли сложные акты поведения из более простых или же первичны более «общие» поведенческие акты, а более простые «вычленяются» из них? Исследования Кохилла на амблистоме показали, что прежде всего появляются общие упорядоченные движения сомитов туловища. Первоначально это С-образные изгибы, позднее S-образные перегибы, когда туловище совершает волнообразные движения, распространяющиеся от головы к хвосту, как при плавании (см. разд. 3.3). Конечности при этом движутся вместе с телом, но постепенно они начинают выполнять самостоятельные движения. Суммируя эти результаты, Кохилл в противовес существовавшей точке зрения предположил, что у всех позвоночных локальные рефлексы возникают «как специализированные элементы более общего механизма интеграции целого организма». Подобная последовательность в развитии движений была обнаружена у многих низших позвоночных. У костистых рыб движения грудных плавников, челюстей и жаберных крышек вначале не дифференцированы и происходят синхронно с движениями всего туловища; впоследствии эти движения становятся самостоятельными и координированными ([1799]; см. также [2420]). Последовательности развития, в основном сходные с теми, которые обнаружил Кохилл у амблистомы, описал Янгштром [2666] у бесхвостой амфибии *Pseudacris triseriata*, а Хьюз и др. [1179] у эмбриона ящерицы *Lacerta vivipara*. Даже у цыпленка движения начинаются со сгибания шеи через 3,5 суток, когда конечности еще находятся на стадии зародышевой почки. На 5—7-е сутки волнообразные движения туловища, начинающиеся с шеи, распространяются назад и конечности совершают

пассивные движения вместе со всем туловищем. Спонтанные независимые движения конечностей появляются лишь позднее [908, 909, 1427], хотя их можно вызвать электрическим раздражением на более ранних стадиях [1881]. Как мы видели, чередование периодов активности и пассивности у цыплят определяется спонтанно центральной нервной системой и практически не зависит ни от перерезки спинного мозга, ни от прекращения сенсорного притока (стр. 338; [910—912]; см., однако, стр. 474). Аналогичные ритмы активности были обнаружены и у низших позвоночных (см. список литературы в [1179]). Являются ли спонтанные и некоординированные движения эмбриона цыпленка основой для возникающих позднее дискретных реакций, пока не ясно. Хамбургер [909] считает, что координированные движения цыпленка, с помощью которых он выходит из яйца, возникают независимо.

В то время как для низших позвоночных и, возможно, птиц принцип Кохилла о «вычленении» локальных движений из целостных движений организма находит много подтверждений, у млекопитающих дискретные рефлекторные реакции возникают очень рано — одновременно с движениями эмбриона в целом или даже раньше [123, 412, 2631, 2632]. Таким образом, принцип Кохилла неприменим ко всем млекопитающим безоговорочно. До сих пор, однако, не ясно, существует ли абсолютное различие в этом отношении между низшими позвоночными и млекопитающими. Хьюз [1178] предполагает, что развитие Sauropsida и некоторых земноводных, у которых поведение полностью развивается на эмбриональной стадии, представляет собой как бы промежуточное звено между типом развития у этих двух групп. Это предположение основано главным образом на исследованиях *Eleutherodactylus*; эти лягушки сразу же после выхода из икринок (величиной они меньше комнатной мухи) способны прыгать на 30 см. У них первые движения ног появляются вместе со сгибанием туловища на восьмые сутки, но уже на следующие сутки движения их ног уже вполне самостоятельны.

Однако при анализе развития поведения большого числа видов становится очевидно, что любая простая классификация порождает затруднения. Не следует забывать о природе изучаемой реакции [154] — вычленение одной реакции из более общей, по-видимому, происходит при развитии реакций, связанных с осевой мускулатурой, а не в тех случаях, когда мускулатура конечностей развивается независимо от нее. Во всяком случае, деление движений на целостные сложные акты и локальные рефлексы — не более чем теоретическая абстракция; степень участия той или иной части тела в любом движении плода или эмбриона определяется множеством внешних и внутренних факторов [1427]. Кроме того, по мнению Куо [1427], сама концепция рефлекса также является в значительной мере абстракцией; в любой реакции участвует в той или иной степени весь организм [1427]. Наконец, попытки обобщений относительно связи между развитием нейронов и поведением животных крупных таксономических

групп имеют лишь ограниченное значение, поскольку при более внимательном анализе можно обнаружить различия даже между животными, близкими в филогенетическом отношении; предполагается, что эти различия соответствуют различным типам эмбрионального развития [799, 1178, 2569].

Вполне естественно, говоря о развитии двигательных актов, подчеркивать роль развития нервной системы, но, разумеется, не меньшее значение имеет развитие эффекторов. Особенно это ясно в случае развития звуковых сигналов у животных. Угрожающий рев северного морского слона *Mirounga angustirostris* развивается из соответствующих звуков, издаваемых детенышами, причем изменения коррелируют с увеличением размеров животного. Аналогичным образом появление у этого вида угрозы хлопком зависит от развития у самцов «хобота» [157]. Роль анатомических структур как факторов, определяющих характеристики звуковых сигналов при общении между особями, подчеркивала также Рауэлл [2066] в своем исследовании криков, издаваемых в агонистических ситуациях макаками-резусами.

19.3. РОЛЬ ОПЫТА

Хотя многие видоспецифичные движения развиваются независимо от примера или упражнения, это еще не доказывает, что опыт не имеет никакого значения. Часто выполнению целостного двигательного акта предшествуют фрагментарные или незавершенные движения ([64, 1411, 1427]; Вайнс, в печати), и обратная связь от них может влиять на процесс его развития [2140]. Приведем в качестве примера работу Велкера [2544], детально исследовавшего развитие реакции обнюхивания у крыс. Этот процесс у взрослых особей состоит из интегрированной и координированной во времени последовательности сокращений четырех групп мышц, которые вызывают: 1) вспышки быстрых и частых дыхательных движений, 2) многократные движения вибрисс вперед и назад, 3) многократные движения кончика носа и 4) быструю серию движений, изменяющих положение головы. Развитие этой группы движений происходит постепенно; на 5-е сутки жизни развивается только первый из этих компонентов. Синхронное движение вибрисс назад происходит только на 4-е сутки, а синхронное движение вибрисс вперед на 7-е. Повторяющиеся движения носа и ноздрей появляются на 7-е сутки, а связанные с этим движения головы — на 8-е. Вначале частота дыхательных движений при обнюхивании лишь незначительно превышает частоту нормального дыхания, но на протяжении следующих 2 суток она возрастает, а затем с 10-х по 12-е сутки еще более увеличивается. По мере появления каждого типа движений они синхронизируются с уже имеющимися. С возрастом увеличивается и продолжительность периодов обнюхивания, особенно на 8—10-е сутки, т. е. именно в то время, когда устанавливается связь между обнюхиванием и локомоторными элементами исследовательского поведения. Приблизительно с 18-х суток движения при

обнюхивании практически не изменяются. До сих пор еще не совсем ясно, какова роль ранних незавершенных форм движений или опыта при формировании этого двигательного акта. Необходим дальнейший анализ, поскольку на основании одних наблюдений нельзя решить, является ли постепенное совершенствование следствием опыта или просто коррелирует с ним. Хотя, как было показано, координация описанных движений сохраняется у взрослых особей с выключенной обонятельной обратной связью, не исключено, что в развитии поведения, характерного для обнюхивания, участвуют проприоцептивные факторы или (и) факторы среды.

Интересный случай представляют движения, с помощью которых некоторые воробьиные птицы придерживают корм одной или двумя лапами. Эти движения характерны для одних видов (например, для больших синиц и гаичек, относящихся к роду *Parus*) и никогда не наблюдаются у других (например, у зябликов). Тем не менее в развитии этого навыка у соответствующих видов важную роль играет обучение; молодые синицы вначале придерживают мучного червя весьма неуклюже и лишь позднее это движение совершенствуется [1078]. Развитие этого движения у ручных больших синиц подробно исследовала Вайнс [2465]. Все ее птицы независимо от того, имели они доступ к предметам, которые можно было бы зажать лапой, или нет, как только им предъявляли такой предмет, тут же пытались с большей или меньшей сноровкой выполнить это движение; при этом оказалось, что птицы, которые первоначально не имели доступа к семенам, впоследствии захватывали их энергичнее, чем опытные особи. Однако Вайнс обнаружила, что скорость совершенствования и стабилизации этого двигательного акта меняется в зависимости от возможности практиковаться с подходящими объектами; этот факт согласуется с точкой зрения, согласно которой обучение играет важную роль в развитии этого движения.

Даже в том случае, когда появление новой последовательности движений зависит от опыта, необходим тщательный анализ, прежде чем удастся оценить истинную природу его влияния. Например, обычно тараканы чистят свои антенны передними лапками. Если их ампутировать, то второй парой конечностей они обучаются пользоваться для этой цели только на 8—10-й день. Однако основные функции средних конечностей при этом не изменяются; стоит таракана с удаленными передними лапками положить на спину, как он сразу с помощью своих средних ног принимает нормальное положение. Возможно, в данном случае приобретение состоит не в обучении определенному движению, а в обучении определенной позе, когда насекомое стоит на трех ногах, причем центр тяжести располагается посередине «треножника» (Льюко, см. [373]).

Если новое движение формируется в результате опыта, то не исключено, что обучение происходит в результате сравнения информации, поступающей по системе обратной связи, с внутренней моделью (золльверт) и частичное совпадение подкрепляется. На мысль о существова-

нии такого механизма наводят, в частности, наблюдения за ребенком, обучающимся стоять или ходить. Позднее мы увидим, что такие процессы сравнения могут иметь место при формировании определенных видов голосовой сигнализации. Однако в большинстве случаев эта гипотеза не обязательна и только усложняет решение проблемы, поскольку неясно, как развиваются золльверт и механизмы сравнения.

Тем не менее весьма возможно, что проприоцептивная обратная связь от незавершенных стереотипных последовательностей движений может все же играть важную роль. Это особенно подчеркивали Шнейрла [2139, 2142] и Лерман [1480], которые, в частности, обсуждали исследования Куо [1426], посвященные развитию поведения эмбриона цыпленка. Через проделанные в скорлупе окошки можно видеть изменения одних движений и появление других. Совершенно очевидно, что их форма зависит от формы и относительных размеров соответствующих анатомических структур, а также от сокращения амниотической оболочки и движений желточного мешка. Кроме того, эмбрион подвергается непрерывной стимуляции в результате собственной активности и действия внешних факторов. Таким образом, процессы развития состоят из сложных взаимодействий между меняющимся организмом и меняющейся средой. Свои гипотезы Лерман выдвигал главным образом на основе данных о развитии у цыпленка клевательных движений. Куо обнаружил, что в результате изменений позы на ранних стадиях голова цыпленка ложится на грудь и пассивно поднимается и опускается синхронно с сокращениями сердца. Через несколько суток появляются активные кивки головой, которые могут быть условнорефлекторным ответом на мягкое прикосновение груди каждый раз, когда она поднимается. Через 6 суток движения головой возникают в ответ на более широкий диапазон раздражителей, таких, как давление желточного мешка или прикосновение к голове пальцев ног. Приблизительно тогда же при кивках начинает открываться клюв, в который попадает амниотическая жидкость. К 17-м суткам голова уже значительно подвижнее, время от времени цыпленок поднимает и вытягивает ее вперед, что сопровождается открыванием и закрыванием клюва. Таким образом, элементы клевательного движения появляются постепенно еще в яйце (см. также [834]).

Что касается значения этих наблюдений, то на этот счет мнения разделились. Шнейрла и Лерман считают, что в развитии реакции клевания после вылупления из яйца существенную роль играют взаимодействие эмбриона на ранних стадиях развития с непосредственным окружением и происходящие при этом движения. Например, Шнейрла [2142] указал, что «вкусовые и другие ощущения, возникающие в результате этих действий, могут играть роль агентов, подкрепляющих осуществление нервного контроля движений головы и клюва в ответ на внешнюю стимуляцию». Он предположил далее, что сначала возрастает реактивность головы к слабой тактильной стимуляции, возникающей при контакте с мягкой податливой тканью яй-

ца, но позднее ее движения попадают под зрительный контроль, причем импульсы из возбужденных зрительных центров распространяются и активируют соматические афферентные центры, возбуждая функции, которые контролировались последними в эмбриональном состоянии (см. также разд. 21.2).

Это предположение, непонятно почему, рядом авторов было встречено иронически (см., например, [637, 1571, 2375, 2376]). Действительно, оно основано на одних лишь наблюдениях и не подкреплено экспериментами, однако гипотетические процессы, о которых говорит Шнейрла, сходны с теми, которые имеют место в других системах. Во-первых, известно, что активность органа даже в эмбриональном состоянии способствует полному выражению его функции. Например, Питерс и др. [1916] показали, что повторяющаяся стимуляция облегчает реактивность сетчатки эмбриона цыпленка. Во-вторых, значение и широкая распространенность образования интероцептивных условных рефлексов того типа, о котором говорят Шнейрла и Лерман, были продемонстрированы во многих работах русских авторов [1979].

В-третьих, момент вылупления из яйца не является точкой отсчета для развития поведения: цыплята «ведут себя» еще в яйце. У них наблюдаются не только спонтанные движения, как это показали Хамбургер и др. (см. разд. 19.2), но также реакции на раздражители от собственного тела и внутрияйцовой среды (см., например, [1427]. Они реагируют также на раздражители из внешней среды; например, движения эмбриона прекращаются, когда раздается тревожный крик петуха [111], а при освещении яйца изменяется частота открывания клюва [1880]. У некоторых видов птиц стимуляция, источником которой является сам эмбрион, приводит к синхронизации вылупления из яиц всего выводка [2467]. Куо указывает, что если прибегать только к регистрации движений эмбриона на кимографе, то при этом упускаются существенные детали поведения, а это неизбежно приводит к преувеличению роли спонтанных движений и недооценке роли вызванных движений. В работах Куо, а также Хамбургера было показано, что поведение эмбриона до вылупления из яйца включает в себя сложные взаимодействия эмбриона с эмбриональными оболочками и другими компонентами окружающей среды, а также спонтанные и вызванные движения. Однако влияние факторов среды на поведение не обязательно означает, что они влияют на его развитие. Даже если в полушариях мозга эмбриона регистрируется спонтанная электрическая активность, то при реакции цыпленка на раздражитель может не наблюдаться перехода к быстрым низковольтным волнам, характерным для состояния внимания; по-видимому, при реакции функционируют только более простые нейронные механизмы [1917] и, следовательно, она оказывает лишь незначительное влияние на последующее поведение. Таким образом, внешние факторы могут влиять на поведение эмбриона, но их влияние на развитие поведения пока не доказано (см. также [831]).

Говоря об идеях Лермана и Шнейрлы, следует также иметь в виду, что a priori невозможно утверждать, какого именно рода опыт будет влиять на поведение. Например, Рейниерс [1992] показал, что у крысят, появившихся на свет в результате кесарева сечения, мочеиспускания не происходит до тех пор, пока их наружные половые органы не подвергнутся слабому тактильному раздражению, как это бывает в норме, когда мать вылизывает детенышей. Вряд ли этот результат предсказуем заранее.

Наконец, известно, что у человека пренатальный опыт может влиять на дальнейшее поведение ребенка. Прехтль [1951] обнаружил прямую корреляцию между положением ножек плода в последнюю неделю перед родами и их постнатальным положением, а также рефлекторными реакциями (рис. 151). Нормальный ребенок отдергивает ноги, если уколоть подошву одной из них, и вытягивает, если слегка нажать на подошвы пальцем. Дети, появившиеся на свет в результате родов в тазовом предлежании с вытянутыми ногами, держат их вытянутыми и отвечают разгибанием на раздражение. В случаях тазового предлежания с согнутыми ногами наблюдается обратная картина — разгибание в ответ на слабое раздражение уменьшено, а рефлекс отдергивания усилен. В случаях тазового предлежания с одной согнутой ногой, а другой вытянутой постнатальные реакции соответствуют положениям ног. В тех случаях, когда диагностированное на 7-м или 8-м месяце беременности тазовое предлежание к моменту родов изменяется на головное, постнатальное положение ног, их подвижность и рефлексы не отклоняются от нормы. Следует, таким образом, предположить, что внутриутробная проприоцептивная стимуляция влияет на постнатальное положение конечностей и их рефлексы. Здесь можно найти аналогию с некоторыми фактами, обнаруженными Куо [1427] при исследовании куриных эмбрионов; Куо показал, что ноги у эмбрионов развиваются нормально только в том случае, если они поджаты и внешнее давление действует против силы тяжести.

Учитывая все эти факторы, а также то, что в данном случае не имеется прямых экспериментальных данных, разумнее придерживаться взглядов Шнейрлы, согласно которым внутрияйцовая среда и активность в эмбриональный период могут оказывать некоторое влияние на онтогенез клевания у цыплят, чем безоговорочно утверждать, что такого влияния не существует. Постоянство этой формы движения у разных особей и его очевидная стабильность в процессе развития могут быть следствием постоянства внутрияйцовой среды, а не указанием на то, что внешняя среда не влияет на развитие данного движения. Хотя маловероятно, чтобы точные координированные движения, характерные для клевания, зависели от относительно неструктурированной внутрияйцовой среды, мы пока знаем очень мало о том, до какой степени внутрияйцовая среда может изменяться, не оказывая при этом влияния на развитие.

Лоренц, решительно возражая против указанной концепции, подчеркивал, что внутрияйцовая среда у разных видов различается го-

Вытягивание

Рефлекс притягивания

+ + + + 0%
+ + + 5,5%
+ + 11%
+ 16,6%
– 66,6%

Рефлекс отдергивания

– 0%
+ 5,5%
+ + 16,6%
+ + + 61%
+ + + + 16,6%

Сгибание

А

Вытягивание

Рефлекс притягивания

+ + + + 0%
+ + + 2%
+ + 91%
+ 7%
– 0%

Б

Рефлекс отдергивания

– 0%
+ 0%
+ + 100%
+ + + 0%
+ + + + 0%

Сгибание

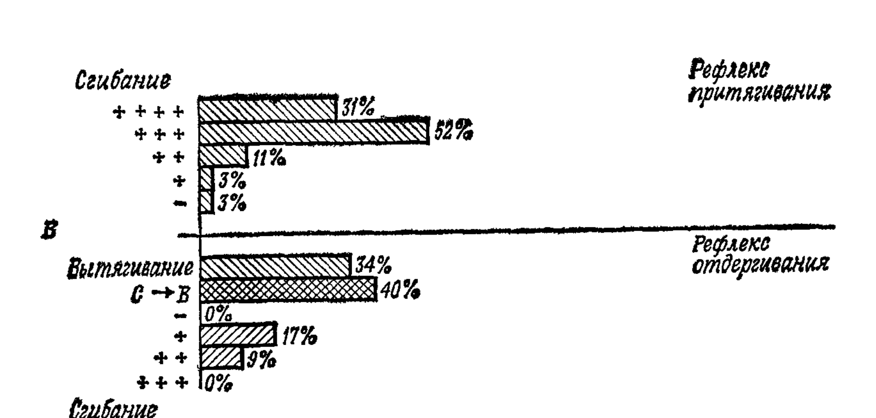


Рис. 151. Рефлекторные реакции при раздражении подошвы ноги у новорожденного ребенка.

Рефлекс притягивания заключается в вытягивании нижней конечности при слабом раздражении, а рефлекс отдергивания — в сгибании конечности при уколе или щипке. На интенсивность реакции указывает число крестиков; длина полосы обозначает число детей соответствующей категории. *А* — ягодично-ножное предлежание (всего 18 новорожденных); *Б* — неосложненное головное предлежание (всего 116 новорожденных); *В* — ножное предлежание (всего 35 новорожденных).

раздо меньше, чем поведенческие признаки, зависящие, по мнению Куо, от этой среды. Следовательно, предположение, согласно которому биение сердца эмбриона играет роль в формировании клевательных движений у цыплят (см. выше), не может объяснить, почему птенцы других видов не клюют, а, скажем, разевают клювы или «ныряют» за кормом. Это, однако, совсем другой вопрос: межвидовые различия могут определяться генетически, но влияние генетических факторов может выражаться в различной восприимчивости к одним и тем же внешним влияниям.

Несмотря на продолжающуюся последние 10 лет дискуссию по этому вопросу, он продолжает оставаться открытым; совершенно очевидно, что его решение невозможно без экспериментального подхода.

Теперь перейдем к постэмбриональному развитию. Среда может влиять на форму двигательных актов разными путями. У ребенка, страдающего рахитом, прямому воздействию подвергаются эффекторы, а состояние тревоги, вызванное враждебным окружением, выражается у некоторых людей в скованности, сказывающейся практически на всех движениях [139].

Когда форма движений определяется обучением, характер обучения может определяться анатомическими особенностями вида. Примером может служить поведение птиц с аномальным строением клюва. Особи со значительными отклонениями от нормы могут доставать корм «зачерпывающими движениями» или другими причудливыми приемами, полностью отсутствующими в репертуаре нормальных движений вида [732, 1937]. Поскольку развитие таких необычных движений, несомненно, обусловлено обучением, соответствующие нормальные движения также могли бы зависеть от обучения, и отсутствие индивидуальных отклонений в поведении можно было бы приписать отсутствию отклонений в строении соответствующих эффекторов [1053]. Конечно, при обучении новым двигательным актам всегда имеется элемент видоспецифичности, поскольку особи любого вида выполняют движения, близкие к характерным для этого вида, охотнее, чем движения, характерные для других видов. Это может объясняться сходством в структуре нервной системы и эффекторов.

Помимо этого, у позвоночных индивидуальные особенности многих двигательных актов являются модификациями видоспецифичных движений. Так, прежде чем взлететь, большинство птиц выполняют серию «начальных движений» взлета (рис. 143 и разд. 17.2). Эндрю [48] описал весьма своеобразные «начальные движения полета» у овсянок, содержавшихся в клетке, в которой жердочки были расположены слишком близко к потолку; после начальной стадии толчка, когда птица приседала и сжималась, тело вытягивалось вперед и вверх, пока клюв не становился вертикально, тогда как ноги и шея оставались в прежнем положении. Это движение, возникшее из нормального толчка при взлете в результате изменения порядка его составных эле-

ментов, стало стереотипным и сохранилось после того, как птиц перевели в более просторные клетки.

Другой пример. Когда синица (*Parus* sp.) подтягивает свисающий с жердочки на шнурке кусочек пищи, она тянет шнурок клювом, прижимает свисающий конец лапой, а затем повторяет эти действия, пока не доберется до приманки. Однако другие виды (например, зеленушка), которые редко пользуются лапами во время еды, так же редко употребляют их при подтягивании шнурка; вместо этого у них развился своеобразный способ на основе видоспецифичных движений. Например, многие особи медленно пропускают шнурок через клюв, подтягивая его движениями подклювья, как это делается обычно при вышелушивании семян. Другие движения также, видимо, являются модификациями ранее существовавших движений [2463, 2464].

Аналогичное формирование индивидуальных характерных последовательностей движений на основе видоспецифичных элементов можно наблюдать на примере так называемых «суеверных» движений у голубей. Если голубю давать корм через произвольные промежутки времени независимо от его поведения, то он начинает повторять некоторые движения, которые случайно совпали по времени с подкреплением. Поскольку вероятность совпадения этого движения с подкреплением возрастает, возрастает и частота его выполнения. Различные причудливые движения вроде быстрого вращения на одном месте или коротких движений головой, похожих на тик, могут возникать именно таким образом [1019], 2226]. Индивидуальные стереотипные движения особенно часто встречаются у животных, содержащихся в клетках [1122], и весьма возможно, что их развитие определяется многими факторами.

Развитие тонких двигательных навыков у приматов поднимает слишком обширный круг вопросов, чтобы его можно было здесь обсудить. Известно все же, что каждый такой навык зависит от выработки предшествующих движений и, следовательно, в конечном счете от видоспецифичных факторов [2118]. Весьма важную роль играет обратная связь у человека; сравнение выполняемого движения с «моделью», или золльвертом, требуемого двигательного акта имеет важное значение для его формирования [1887]. Это особенно заметно, когда мы слышим мотив, а потом пытаемся его воспроизвести: сначала мы запоминаем этот мотив, а потом подгоняем движения голосовых мышц таким образом, чтобы максимально приблизиться к тому, что мы запомнили. Как мы увидим, аналогичные процессы лежат в основе развития песни у птиц.

Специального упоминания заслуживает проблема развития движений, связанных с употреблением приматами орудий. Известно довольно много примеров использования животными различных предметов в качестве орудий [902, 1433, 1473, 2375], но у всех видов, за исключением приматов, соответствующие движения почти всегда носят видоспецифичный характер и хотя совершенствуются благодаря практике, однако могут развиваться и независимо от примера. У при-

матов [432, 902, 1472] действия, связанные с использованием орудий, гораздо разнообразнее, для их развития часто оказывается важным подражание [679].

Например, отмечалось, что многие приматы используют различные предметы в агонистических ситуациях (см. список литературы в [902]), а дикие шимпанзе применяют палки и как дубинки, и как дротики [1472]. Размахивание отломанными ветками составляет часть агрессивной демонстрации у самцов шимпанзе: животное хватает ветку и размахивает ею на бегу. Возможно, использование веток в качестве оружия развивалось на основе этого поведения (см. также [1391]). Однако иногда используют палки в качестве оружия и неполовозрелые животные, а это указывает на то, что онтогенетическое развитие этой формы поведения не обязательно развивается из агрессивных демонстраций взрослого самца.

Метание «в цель» ван Лавик-Гудолл отметила у 10 шимпанзе, однако попаданий было всего 5 из 44 бросков; обычно животные бросали предмет точно по направлению к цели, но не могли правильно рассчитать усилие. Возможно, что метание также развивается из демонстраций самца, во время которых он часто делает движения, аналогичные движениям при броске, если даже в руке у него ничего при этом нет (кстати, если он при такой демонстрации размахивает каким-нибудь предметом, то иногда выпускает его).

Ван Лавик-Гудолл отметила также случаи, когда шимпанзе использовали орудия при добывании пищи. Для «выуживания» муравьев и термитов из их ходов используются соломинки и прутики; иногда шимпанзе даже изготовляют себе при этом орудие — очищают ветку от листьев и т. п. и могут также заранее подобрать ветку и принести ее к муравейнику или термитнику с некоторого расстояния. У молодых животных эти навыки развиваются постепенно и почти наверняка включают элемент подражания: детеныши и молодые шимпанзе зондируют прутиками отверстия термитника, используя те же приемы, что и присутствующие тут же мать или другое взрослое животное. Они проявляют поразительную настойчивость, даже если прутик слишком короток или обследуемая норка пуста. Соломинки и прутики употребляются также как «обонятельный зонд»: шимпанзе погружает его в отверстие, затем извлекает и обнюхивает кончик. Кроме того, они используют палки, пытаясь открыть ящик. Ван Лавик-Гудолл удалось обнаружить, что дикие шимпанзе могут использовать разжеванные листья в качестве губки, чтобы собрать воду из углублений, до которых они не могут дотянуться губами; листьями они также вытирают загрязненные участки тела.

Давно известно, что в неволе шимпанзе могут подтягивать палкой пищу, до которой не могут дотянуться рукой из-за решетки, или же строят пирамиду из ящиков, чтобы достать подвешенный к потолку банан [595, 1376]. В таких случаях в «решении задачи» важную роль играет предшествующий опыт манипулирования с предметами, а Шиллер [2118] подчеркивал значение видоспецифичных исследовательских

и манипуляторных движений, уже имеющихся в репертуаре животного. Весьма важна также имитация движений других шимпанзе или человека, так как известно, что шимпанзе способны к подражанию [961]. Однако сейчас, когда мы гораздо больше знаем о двигательных навыках диких шимпанзе, было бы весьма полезно провести дальнейшие исследования в экспериментальных условиях их способности использовать орудия.

Наконец, следует подчеркнуть, что развитие того или иного двигательного акта выражается в изменении не только формы движения, но и контролирующего его механизма. Например, было показано (см. разд. 3.5), что при задержке в системе слуховой обратной связи речь говорящего становится несвязной, причем задержка слуховой обратной связи сильнее сказывается на речи 7—9-летнего ребенка, чем на речи ребенка в возрасте 4—6 лет; это объясняется, видимо, усилением контроля над речью с возрастом [2236, 2655]. Взрослая реакция на задержку обратной связи начинается примерно с 12-летнего возраста [1975].

Другой пример. Степень зависимости тонких движений от экстероцептивной стимуляции может определяться опытом. Так, Паултон [1945] исследовал, как испытуемые следят за стрелкой, совершающей правильные колебания. После тренировки они могли следить за стрелкой очень точно, даже если ее на какие-то мгновения затемняли. Бродбент [329] указал, что в результате тренировки движевия становятся более независимыми от других видов активности: если данная последовательность движений часто повторяется в одном и том же порядке, то первая часть комплекса раздражителей содержит почти всю необходимую информацию, вследствие чего остальная часть информации этого комплекса становится избыточной и нервные механизмы высвобождаются для решения других задач.

19.4. ГОЛОСОВЫЕ СИГНАЛЫ У ПТИЦ

В связи с онтогенезом голосовых сигналов у птиц возникают весьма интересные вопросы. Прогресс в этом направлении особенно ускорился после изобретения сонографа — прибора, позволяющего представить графически частотный состав звуковых сигналов во времени; этот прибор позволяет регистрировать форму звуковых сигналов гораздо точнее, чем это вообще возможно для других типов поведения. У каждого вида птиц имеется свой репертуар звуковых сигналов; часто их насчитывается до 15—18, и каждый из них издается в строго определенной в функциональном отношении ситуации, причем некоторые из этих сигналов весьма изменчивы [2374].

Эти сигналы видоспецифичны, поэтому нас прежде всего будет интересовать вопрос, способны ли птицы издавать их, если раньше им не приходилось их слышать.

Хотя большинство исследований было проведено на птицах, принадлежащих к отряду воробьиных, имеющиеся данные позволяют

предположить, что, за немногими исключениями (см., например, [809]), видовой репертуар развивается без подражания [113, 1435, 1443]. Крики взрослых особей часто развиваются в результате усовершенствования и ограничения криков, характерных для птенцов (например, у чаек [1812], у домашних цыплят [54]). Некоторые птицы, например попугаи, несомненно, могут обучаться путем подражания, но до сих пор не доказано, что они пользуются этой своей способностью и на свободе (разумеется, некоторое подражание необходимо им для нормального развития голосовой сигнализации [2375]).

Сравнительно простые в норме крики воробьиных птиц также обычно развиваются независимо от примера [271, 990, 1442, 1648, 1709, 2102, 2103, 2374]. Впрочем, иногда у птиц, выращенных в изоляции, некоторые крики либо не развиваются вовсе, либо развиваются аномально [1442, 1648, 1709, 1943]. Является ли в этих случаях решающим фактором отсутствие примера, до сих пор не ясно. Что касается песен (см. ниже), то независимость их нормального развития от примера не означает, что обучение не играет здесь никакой роли; было, например, показано, что зяблики, лишенные в раннем возрасте слуха, издают совершенно ненормальные крики [1867].

Между песней и криком не всегда легко провести границу. В репертуаре священной майны (*Gracula religiosa*) имеется от 3 до 15 громких криков, которые в функциональном отношении можно определить и как крики, и как песни. Все крики из репертуара каждой птицы отличаются от репертуара ее брачного партнера, но репертуары нескольких соседей одного пола обычно в значительной мере совпадают. Возможно, репертуар формируется в результате избирательной имитации криков соседей. У этих птиц имеется также особый крик тревоги, особенностям которого они обучаются путем подражания [244].

Исключительный интерес представляют более сложные песни воробьиных птиц, играющие важную роль при образовании брачной пары и защите территории во время сезона размножения. Развитие этих песен было исследовано у многих видов, и полученные результаты соотнесены с целым рядом основных проблем исследования поведения животных (см., например, [1065, 1443, 1658, 2374]). Особый интерес представляет развитие песни у зяблика (*Fringilla coelebs*), подробно проанализированное Торпом (см., например, [2371, 2372, 2374], а также [1065]); мы рассмотрим в первую очередь развитие песни у этого вида, а затем проведем сравнение с другими видами.

Полная песня зяблика длится около 2,5 с и состоит из звуков в диапазоне частот от 2 до 8 кГц. Она делится на три главные строфы, частота каждой из которых меньше предыдущей, и заканчивается росчерком (рис. 153, *A*). У каждой особи репертуар обычно состоит из 1—6 песен такого типа, различающихся деталями. В своем развитии эта песня проходит через стадию «пластичности» от бессвязной подпесни, не имеющей постоянной длительности и без завершающего росчерка (рис. 152). Хотя в подпесню иногда вплетаются звуки,

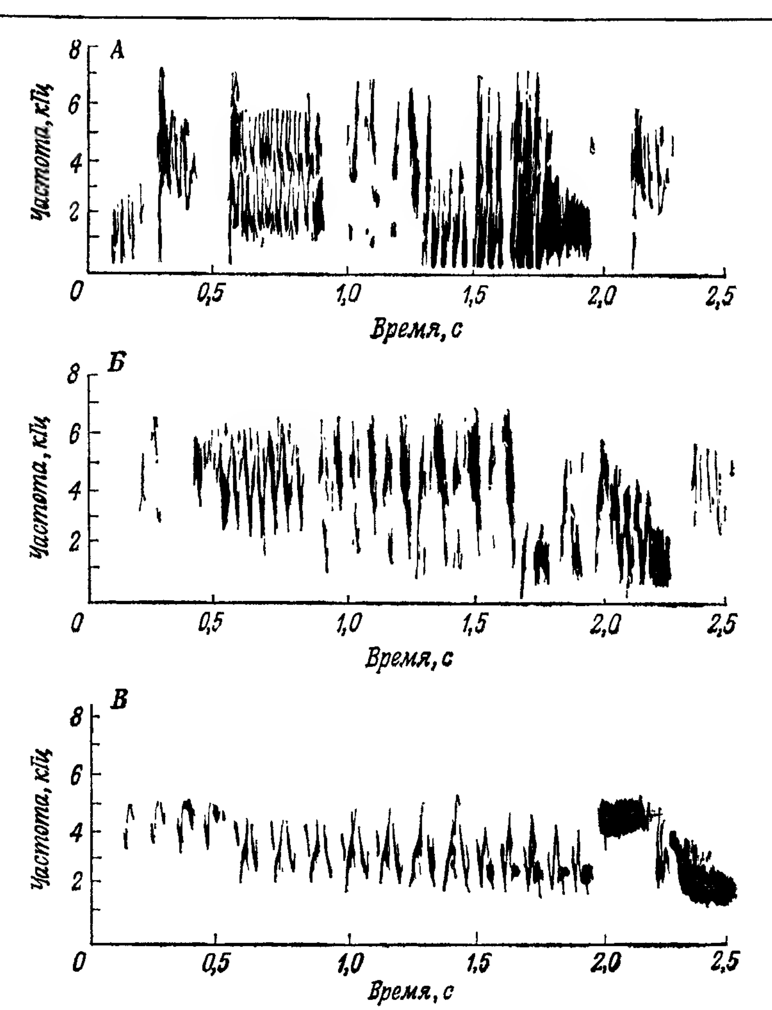


Рис. 152. Три стадии подпесни зяблика [2374].

Полная песня этой же особи приведена на рис. 153 на верхней диаграмме. *А*. Щебетание и треск в широком диапазоне частот. *Б*. Переход к нормальной песне. *В*. Весенняя песня, все еще менее четкая и более продолжительная, чем нормальная песня.

имитирующие песни других видов, постепенно по мере формирования полной песни эти вкрапления исчезают. Сама подпесня постепенно развивается из криков, характерных для птенца, и других криков; впервые ее можно слышать поздним летом, но затем она исчезает до следующей весны [1867].

У зябликов, выращенных в изоляции начиная с 2—3-дневного возраста, развивается только очень простая песня (рис. 153, *Б*).

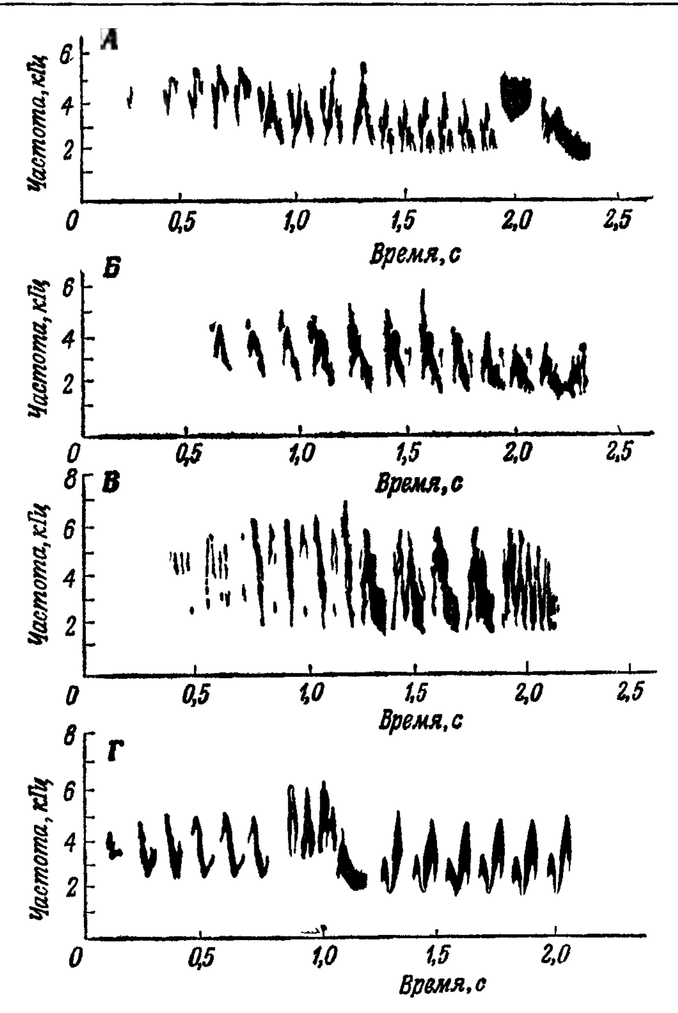


Рис. 153. Песня зяблика [2374].

А. Частотная характеристика нормальной песни. *Б*. Песня самца, выращенного в изоляции. *В*. Песня самца, выращенного в группе, изолированной от взрослых зябликов. *Г*. Песня самца, выращенного в изоляции и имевшего возможность прослушать видовую песню, середину и конец которой поменяли местами.

Она имеет приблизительно нормальную продолжительность и состоит в общем из тех же звуков, что и обычная песня, но не делится на строфы, а завершающий росчерк отсутствует. Таким образом, это та песня, которая возникает, когда возможность подражать другим особям отсутствует. Если таких зябликов содержать вместе, но изолировать от взрослых самцов, то их весенняя песня будет более разработанной,

чем у особей, выращенных в одиночестве. Это вызвано, по-видимому, стимулирующим воздействием ответного пения других особей. Такие песни уже могут делиться на строфы, хотя структура звуков обычно отличается от нормальной (рис. 153, *В*). Эти песни, как правило, схожи у членов одной группы и заметно различаются у особей из разных групп. Следовательно, в каждой группе происходит обучение посредством подражания.

У зябликов первогодков, пойманных осенью и содержащихся впоследствии в изоляции, развивается более или менее нормальная песня, которая делится на три строфы и завершается росчерком. Отличие песни этих птиц от песни зябликов, выращенных в полной изоляции, указывает на то, что обучение происходит уже в первые несколько месяцев жизни, задолго до того, как птица начинает петь. Если содержать затем таких отловленных осенью зябликов в группе, то их песни не будут отличаться от песен диких сородичей.

Если выращенным в изоляции зябликам первогодкам дать прослушать осенью или зимой запись песни самца зяблика, то у них впоследствии развиваются почти нормальные песни. Это опять-таки свидетельствует о том, что характер возникающей в конечном счете песни зависит от опыта, полученного за несколько месяцев до того, как молодые птицы начинают петь самостоятельно. Однако изолированные зяблики будут обучаться не всякой услышанной песне.

Торп показал, что у изолированных зябликов песня не изменяется, если предъявлять им искусственную песню, звуки которой состоят из чистых тонов и таким образом отличаются от звуков нормальной песни этого вида; если же они слышат песню, «сконструированную» из нормальной песни зяблика, например слышат эту песню, проигрываемую в обратную сторону или с измененным порядком строф, то песня изолированных зябликов соответствующим образом изменяется. На рис. 153, *Г* приведена сонограмма песни зяблика, выращенного в изоляции, но прослушавшего измененную видовую песню, конец которой был вставлен в середину; подражание оказалось почти полным. Таким образом, хотя зяблики иногда могут включать в свои подпесни чужие звуки, изолированные птицы в своей полной песне будут подражать только ограниченному диапазону звуковых «шаблонов». Возможно, что эти ограничения частично определяются периферическими факторами и зависят от особенностей строения евстахиевой трубы или ее нервно-мышечного аппарата. Однако это объяснение все же кажется менее вероятным, поскольку в подпесне зябликов встречаются очень разнообразные звуки. Птицы, отловленные осенью и уже слышавшие нормальные видовые песни в первые несколько месяцев жизни, обучаются песне даже хуже, чем птицы, изолированные с пятидневного возраста. Эта повышенная избирательность, вероятно, приобретается в течение нескольких первых месяцев жизни, прежде чем птицы сами начнут петь.

После того как у зяблика полностью сформируется песня, никакие другие песни уже не заучиваются. Следовательно, существует неко-

торый чувствительный период, во время которого у зяблика происходит обучение песне. Если зяблику, кастрированному до наступления первого брачного сезона, на втором году жизни ввести тестостерон, то он может научиться песне. Таким образом, окончание чувствительного периода определяется не только возрастом [1867].

Поскольку полная песня развивается постепенно из подпесни и поскольку ее рисунок зависит от того, какую песню слышал зяблик, прежде чем сам начал петь, вполне вероятно, что песня может служить подкреплением и влияние опыта заключается в увеличении этого ее свойства. С этой точки зрения развитие полной песни из подпесни происходит благодаря тому, что восприятие собственной полной песни служит подкреплением. Это позволяет сделать следующие два предсказания. Во-первых, если лишить птицу слуха после того, как она уже слышала песню, но до того, как сама начала петь, то она, вероятно, не сможет контролировать собственное пение и это сведет на нет результат ее опыта. Во-вторых, если восприятие собственного пения служит подкреплением при формировании полной песни, то она должна также служить подкреплением любым другим реакциям, выполненным непосредственно перед пением.

Первое из этих предположений подтвердил Нотебом [1867], повторивший в своих экспериментах более ранние опыты Кониши, которые тот проводил на других видах. Если зяблика лишить слуха после того, как у него полностью сформируется песня, то он поет нормально и изменений не наблюдается по крайней мере в течение 2—3 лет. Если же его лишить слуха как раз перед завершением формирования полной песни, то в песне постепенно появляются различные нарушения, а ее интенсивность сильно уменьшается. Лишая птиц слуха на различных этапах формирования полной песни, Нотебом пришел в итоге к следующему выводу: чем раньше птицу лишить слуха, тем примитивнее будет песня и тем более она отличается от нормальной. Зяблики, лишенные слуха после появления у них подпесни, поют песню, слоги которой напоминают слоги песни диких птиц, тогда как птицы, лишенные слуха на 100-й день жизни, поют примитивную и монотонную подпесню. По данным Нотебома, установившиеся до лишения слуха последовательности звуков, видимо, включаются в модифицированную полную песню [1386, 1867].

Второе предположение подтвердил Стивенсен [2292, 2293]. Зябликов испытывали в звуконепроницаемой камере и оценивали эффективность песни в качестве подкрепления реакции приземления на тот конец жердочки, на который контрольные птицы усаживались менее охотно. Оказалось, что песни пойманных осенью зябликов, которым впоследствии вводился тестостерон, служили подкреплением в отличие от белого шума той же продолжительности и интенсивности (рис. 154). Для зябликов, выращенных изолированно от особей своего вида, прослушивание песни между брачными сезонами не имело никакого подкрепляющего значения. На зябликах, выращенных изолированно и получавших инъекции тестостерона, а также на птицах,

отловленных осенью и не получавших инъекций, были получены промежуточные результаты. Следовательно, эффективность пения в качестве подкрепляющего фактора увеличивается, по-видимому, как в результате опыта, так и под влиянием андрогенов.

Влияние исполнения песни на ее формирование можно, вероятно, связать с тем, насколько эффективно оно вызывает пение. Поскольку

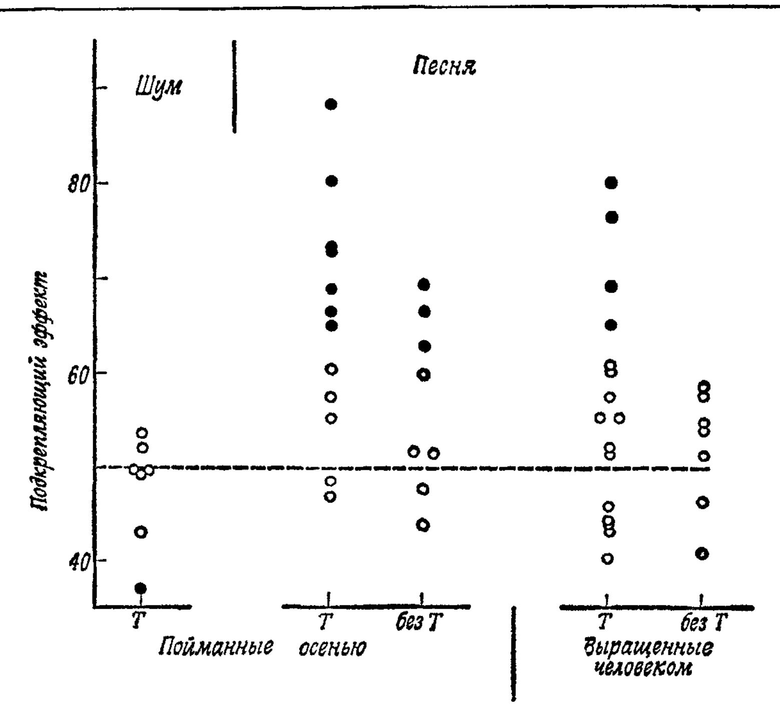


Рис. 154. Подкрепляющий эффект белого шума и нормальной песни взрослого зяблика на самцов-первогодков зяблика [2293].

Каждый кружок означает одну особь; черные кружки указывают на достоверное различие ($p<0,05$). Птицы либо выращены человеком, либо пойманы осенью; некоторым из них вводили тестостерон (*T*).

для пения зябликов характерно наличие местных диалектов, особенности каждого типа песни-диалекта и более общие видовые особенности песни должны определяться услышанной песней других особей. Если взрослым зябликам во время брачного сезона давать прослушивать различные типы песен, то наиболее эффективно будет вызывать пение та песня, которая чаще всего встречается в их репертуаре. Таким образом, восприятие в раннем возрасте некоего звукового рисунка, вероятно, влияет как на последующее его (или аналогичного рисунка) воспроизведение, так и на усиление его эффектив-

ности в качестве фактора, вызывающего пение ([1052], см. также [1489]) [1].

Все эти факты можно связать воедино, предположив, что у неопытной птицы имеется приблизительная «модель» (золльверт) видовой песни, которая совершенствуется по мере ее исполнения. С этой точки зрения звуки, которые приближаются к такой «модели», служат подкреплением и, кроме того, более эффективно вызывают пение. Так или иначе, имеет смысл предположить, что происходит сравнение «модели» с воспринимаемыми звуковыми сигналами. Разумеется, такая «модель» (золльверт) не более чем инструмент, позволяющий связать воедино имеющиеся данные; реальный же физиологический механизм еще только предстоит выяснить.

Процесс формирования песни, возможно, полнее всего изучен у зябликов, однако некоторые частные аспекты этой проблемы подробнее были исследованы на других воробьиных. Основные выводы, сделанные на основе этих исследований, сводятся к следующему.

1. Особи некоторых видов, выращенные в полной изоляции от сородичей, поют примитивную или искаженную песню (например, сорокопут (*Lanius collurio*) [271]; луговой трупиал (род *Sturnella*) [1442]; черный дрозд (*Turdus merula*) [2350]; белобровая овсянка (*Zonotrichia leucophrys*) (1660); юнко (*Junco oreganus*) [1659]; другие воробьиные [2461]). Единственным исключением в этом отношении среди воробьиных является, по-видимому, американский певчий воробей (*Melospiza melodia*); выращенный канарейкой, он поет песню, не отличающуюся от нормальной песни своего вида [1819]. Раньше считалось, что у серой славки (*Sylvia communis*) [2102] и черного дрозда (*Turdus merula*) [1709], выращенных в изоляции от особей

[1] Этому имеется параллель в человеческой речи — разумеется, уже на совсем ином уровне сложности. Как мы видели (стр. 63), связность речи зависит от восприятия говорящим звуков своего голоса; если обратная связь осуществляется с задержкой, то речь нарушается. Можно предположить, что говорящий сравнивает то, что он произносит, с некоторой внутренней моделью (золльвертом), и если обратная связь указывает на отсутствие согласования, то он производит соответствующую коррекцию. М. Холл и К. Стивенс предположили, что понимание смысла сказанного также зависит от процесса сравнения: поступающая на вход информация воспринимается и интерпретируется как предложение постольку, поскольку слушающему она напоминает некоторый внутренний образец. Однако число возможных предложений, с которыми можно было бы сравнивать воспринимаемое, практически безгранично: в английском языке можно составить 10^{20} предложений из 20 слов, и хранить их все в памяти было бы, вероятно, невозможно. Поэтому авторы предположили, что внутренние представления создаются по мере необходимости согласно тем же правилам, которые используются при построении речи. С этой точки зрения слушающий начинает вырабатывать внутреннее представление на основании некоторой гипотезы о том, что он воспринимает. Отсутствие согласования при сравнении учитывается и служит основой для следующей гипотезы, которая уже будет ближе к истинному значению предложения, и т. д. Последовательные гипотезы создаются слушающим на основании тех же правил, которыми он пользуется для составления предложений, когда говорит сам. Правила языка нужно усвоить лишь однажды, а не отдельно для слуха и отдельно для речи. Говорить и понимать — это два проявления faculté de langue [1755].

своего вида, все же может сформироваться нормальная песня, однако Кониши и Нотебом [1386] считают эти результаты ошибочными.

2. У многих видов песня развивается постепенно, проходя через стадию повторяющихся криков и (или) подпесни; процесс развития связан с увеличением уровня андрогенов У воробьиных эти процессы подробно не изучались. Эндрю [61] показал на цыплятах, что развитие различных криков и кукареканья происходит в результате видоизменения уже существовавших звуковых рисунков; он предположил, что существует зависящий от тестостерона механизм, который, будучи активирован, изменяет природу издаваемых криков (см. разд. 22.5).

3. У зябликов, выращенных в группе, развиваются более сложные песни, чем у зябликов, выращенных в изоляции. Ничего похожего не наблюдается у белобровой овсянки [1660]. Выращенные в группе юнко (*Junco phaeonotus*) издают более сложные слоги, а репертуар их обширнее, чем у особей, выращенных в изоляции — результат, приписываемый «импровизации». Импровизация, заключающаяся как в перестановке, так и в «изобретении» новых строф, встречается у многих видов ([1709]; см. список литературы в [2374]) и может привести к формированию поразительно обширного репертуара. Подробное описание импровизации, отработки и стабилизации песни у черного дрозда привел Холл-Крэггс [903], а Третцель [2422] описал, как местная популяция этого вида переняла человеческий свист. Марлер [1653] сообщает о самце зарянки (*Erithacus rubecula*), который воспроизводил 57 различных песен, и приводит аналогичные случаи у других видов. В то время как перестановка элементов песни встречается и у особей, лишенных слуха, роль ответного пения других особей в формировании более сложных импровизаций еще не выяснена; назвав этот процесс «изобретением», мы мало что прибавим к пониманию его сути; здесь необходимы более глубокие исследования вроде того, которое было проведено Холл-Крэггсом. Определенную роль в этом явлении может играть своего рода «дрейф», описанный Эндрю [61] для криков цыплят, которым вводили тестостерон: в серии криков наблюдается тенденция не совсем точно повторять уже употреблявшиеся типы криков, так что их характер постепенно меняется от серии к серии.

Однако слуховой опыт не всегда приводит к усложнению песни. Природная песня у *Junco oreganus* проще, чем у другого вида, *J. phaeonotus*, о котором уже шла речь; однако если особей первого вида вырастить в изоляции, то их песня усложняется по сравнению с нормальной. У особей этого вида, выращенных в группах, но изолированно от взрослых птиц, песня несколько сложнее, чем у диких птиц, но относительное число нормальных песен у них выше, чем у сородичей, выращенных в условиях индивидуальной изоляции. Таким образом, взаимная стимуляция особей в группе переводит процесс развития песни на нормальный путь, а не вызывает дальнейшего усовершенствования рисунков песни [1657].

4. Диапазон звуков, которые имитирует зяблик, по-видимому, определяется степенью их сходства со звуковой структурой нормальной песни. Белобровая овсянка склонна имитировать напевы, напоминающие видовую песню [1657]. Какую роль играет в данном случае ранний опыт собственного пения, если он вообще имеет какое-нибудь значение, пока не известно.

У других видов ограничение диапазона имитируемых звуков определяется другими факторами. Снегирь(*Pyrrhula pyrrhula* [1851]), зебровая амадина (*Taeniopygia guttata* (1228]) и ткачик-вдовушка [1852] обучаются песне вырастившего их самца, причем у первых двух видов это происходит и тогда, когда птицы имеют возможность слышать песню своего вида. Однако и тут наблюдается предрасположение к формированию видоспецифичной песни. Зебровые амадины, выращенные только самками своего вида, но имевшие возможность слышать песню как самца зебровой амадины, так и самца бенгальского вьюрка («одомашненная» форма, возможно, *Lonchura striata*), обучались элементам песни только первого из этих видов. Впрочем, в отличие от нормально выращенных птенцов они воспринимали элементы песен нескольких самцов [1228]. У некоторых видов способности к обучению пению очень широки (например, луговой трупиал, *Sturnella sp.* [1442, 1443]; многоголосый пересмешник, *Mimus polyglottus*).

5. У зяблика период, чувствительный к обучению пению, растянут до сезона, во время которого у особи нормально формируется полная песня. У некоторых видов способность к подражанию имеет сезонный характер (например, сорокопут, *Lanius collurio* [271]; канарейка [1944]). У белобровой овсянки чувствительный период значительно короче, чем у зяблика, и завершается к 2—4-му месяцу жизни. Самцы, изолированные от особей своего вида и прослушавшие одну песню в возрасте двух месяцев, а другую между 3-м и 10-м месяцами, обучались только первой песне [1657]. Следовательно, у этих видов чувствительный период завершается прежде, чем они сами начнут петь. Конипи и Нотебом [1386] предположили, что имеются два чувствительных, или критических, периода: один — для обучения образцу (зелльверт), воспринимаемому слухом, а другой — для обучения соответствующей «моторике»; у зяблика оба эти периода завершаются, по-видимому, одновременно.

Однако даже такое представление является упрощением. Например, Иммельман [1228] обнаружил, что у зебровых амадин различные элементы песни могут появляться в разном возрасте. У особей этого вида песню впервые можно услышать в возрасте 35—40 дней, а окончательно она формируется к 80-дневному возрасту. После этого она лишь в очень незначительной степени может быть изменена под влиянием посторонней песни. Элементы песни могут формироваться как до начала пения, так и на разных стадиях развития песни. Продолжительность, последовательность и ритм элементов песни устанавливаются под влиянием пения других

особей в период формирования собственной песни (на 40—80-й день жизни).

6. Роль слуховой обратной связи была исследована у ряда видов Кониши и Нотебомом (см. [1386]). Цыплята домашних кур, у которых выключают слух вскоре после вылупления из яйца, издают практически нормальные звуки [1381]. Кониши указал, что выключение слуха не исключает существования внеслуховой обратной связи, однако Нотебом отметил, что если у лишенных слуха цыплят перерезать возвратную ветвь блуждающего нерва, содержащую афферентные волокна от евстахиевой трубы, то цыплята сохраняют способность кукарекать [1821].

Кониши [1382] приводит результаты более подробных опытов на юнко (*Junco oreganus* и *J. phaeonotus*). Птенцов брали из гнезда на 5—8-й день и содержали в звуковой изоляции, а затем лишали слуха, удаляя улитку. Нормальная песня *J. oreganus* — простая трель — появляется и у лишенных слуха особей. Песня *J. phaeonotus* сложнее, обычно она состоит из трех и более частей, каждая из которых в свою очередь состоит из трелей или строф; в песне лишенных слуха птиц такое деление на части отсутствует. У особей обоих видов, лишенных слуха, слоги обычно отличаются от обычных и видоизменяются в разных песнях. Это объясняли просто отсутствием слуховой обратной связи, способствующей сохранению устойчивости слогов (ср. стр. 485), но Кониши считает такое предположение маловероятным, поскольку у других видов выключение слуха не сопровождается изменением формы песни, даже если первоначально при ее формировании она усваивалась с помощью слуха. Нарушения в данном случае скорее всего вызваны тем, что песни никогда не достигали окончательной стадии «кристаллизации», не принимали законченной формы, как это обычно бывает при нормальном развитии. Поскольку у юнко, выращенных в звуковой изоляции, без выключения слуха, развиваются нормальные песни, можно предположить, что двигательный механизм, необходимый для нормального пения, развивается только при наличии слуховой обратной связи.

У других видов развитие песни также зависит от возможности слышать собственное пение. Если, например, самцов красногрудого дубоноса (*Pheucticus melanocephalus*) и странствующего дрозда (*Turdus migratorius*) лишить слуха в раннем возрасте, то песня, которая у них развивается, еще более аномальна, чем у особей, содержавшихся просто в слуховой изоляции [1383]. Дальнейшие опыты с белобровой овсянкой показали, что, как и у зябликов, у самцов этого вида выключение слуха после прослушивания видовой песни, но до того, как они начнут петь сами, сводит на нет эффект предшествующего прослушивания; если же их лишить слуха после того, как песня окончательно сформируется, то это практически никак не отразится на песне [1384]. Аналогично, если американского певчего воробья лишить слуха в возрасте 12 недель, то развитие песни не пойдет дальше начальных стадий [1819].

Кониши и Нотебом [1386] подчеркивают, что эти различия, полученные при лишении слуха птиц разных видов, следует интерпретировать с большой осторожностью; различия были бы, по-видимому, менее значительны, если бы птиц всех видов можно было лишить слуха на сравнимых стадиях развития голосовой сигнализации. Однако интересно, что лишение слуха может оказать решающее влияние на развитие песни даже у таких видов, как американский певчий воробей, который обычно не подражает чужой песне; по-видимому, контроль над собственным исполнением важен и тогда, когда подражание пению других особей не играет никакой роли. Кроме того, лишение слуха по-разному сказывается на различных физических характеристиках песни. Эксперименты по лишению слуха, в которых подъязычный нерв перерезали или оставляли интактным, также свидетельствуют о том, что существует не один механизм обратной связи: контроль над различными характеристиками песни может осуществляться разными путями.

В целом анализ процесса формирования песни у птиц еще раз позволяет сказать, что поведение нельзя расчленять на «врожденное» и «приобретенное» — всегда следует помнить о сложных взаимодействиях организма со средой (гл. 18). Особи многих видов, выращенные в слуховой изоляции, исполняют обычно упрощенный вариант видовой песни. Развитие нормальной песни — процесс постепенный, заключающийся в изменении и усложнении первичных простых криков в результате функционирования механизма, составным элементом которого служит слуховая обратная связь. Этот процесс зависит отчасти от опыта, полученного особью, прежде чем она сама начала петь, отчасти же от постепенного совершенствования соответствующих двигательных актов; следовательно, можно сказать, что этот процесс протекает по крайней мере в два этапа (см. разд. 24.4). Слуховой опыт может одновременно и стимулировать «импровизацию», и делать возможным подражание (см. разд. 21.5). Чтобы опыт был эффективен, он должен накапливаться в течение «чувствительного периода» (см. разд. 23.3), и, по-видимому, он влияет на свойство песни служить подкреплением. Анализ развития песни, несомненно, будет иметь большое теоретическое значение.

Роль опыта в онтогенезе звуковых сигналов млекопитающих до сих пор изучена мало, но отдельные наблюдения над выращенными человеком животными свидетельствуют о том, что нормальная звуковая сигнализация развивается даже у тех особей, которые были лишены возможности слышать своих сородичей. Готье-Пильтер [770] обнаружила, что детеныш одногорбого верблюда начинает издавать звуки сразу же, как только его голова покажется из влагалища матери, а в течение следующего часа он воспроизводит практически все виды звуковых сигналов, встречающиеся у этого вида. Однако местные особенности видоспецифичных криков могут определяться обучением, и, несомненно, обучение играет роль при выработке «инструментальных» шумов у макак-резусов. Эти животные, особенно самцы,

бросая вызов сопернику, трясут ветки; в неволе у каждого самца развивается свой способ производить «шумовые эффекты» (например, они могут проводить палкой по прутьям решетки или стучать по доске) [2069].

19.5. ОРИЕНТАЦИЯ ДВИЖЕНИЙ

До сих пор развитие формы движения рассматривалось независимо от его ориентации. Однако, как было показано в гл. 3, ориентация стереотипных последовательностей движений может контролироваться совершенно иными раздражителями, нежели те, которые вызывают само движение; она может также зависеть от совершенно иных онтогенетических факторов. Ориентация большинства движений у беспозвоночных (гл. 7), вероятно, не зависит от опыта; однако при менотаксисе, которым пользуются муравьи, прокладывая свои тропки, медоносная пчела при сборе нектара, роющая оса при распознавании своей норки, механизм ориентации формируется под влиянием опыта. Аналогичным образом у позвоночных в определенных ситуациях некоторые механизмы ориентации также, видимо, не зависят от предшествующего опыта (например, реакция выпрашивания корма у птенцов воробьиных птиц и реакция клевания красного пятна на клюве родителей птенцами серебристой чайки). Это, разумеется, не означает, что в процессе развития механизмов, лежащих в основе этих движений, не происходит взаимодействия со средой.

Обучение тому или иному элементу ориентации часто играет важную роль в развитии последовательностей функционально значимых актов поведения. Например, Браун [321], используя киносъемку, исследовал первые движения, которыми мальки щуки (*Esox lucius*) и сига (род *Coregonus*) ловят добычу. У мальков с самого начала наблюдается целый ряд характерных элементов реакции: фиксация объекта бинокулярным зрением, приближение к добыче, бросок, схватывание и т. д., но со временем навык совершенствуется, хотя истинная природа этого совершенствования не известна. Аналогично мальки стайных этерин (*Menidia*) приближаются к стае сразу же, как только их поместят вместе с другими рыбами, но требуется несколько часов, прежде чем они начнут правильно ориентироваться [2193].

Эйбл-Эйбесфельдт провел наблюдения над многими видами млекопитающих и показал, что лишь очень незначительная часть их видоспецифичной активности не зависит от опыта. Так, белки, не имеющие соответствующего опыта, могут зарывать орех с первого же раза, как им представится такая возможность. При этом выполняется вся последовательность движений, даже если все это происходит в комнате, где нет земли; белка выкапывает воображаемую ямку, укладывает в нее орех, подталкивает его мордочкой, зарывает, утрамбовывает. Однако затем вся эта последовательность движений, причем в основном именно их ориентация, совершенствуется в результате обучения; неопытное животное может выкопать ямку, но закапывать

может совсем в другом месте, после чего вид лежащего в ямке ореха снова возбуждает реакцию закапывания.

Аналогичное улучшение ориентации движений можно наблюдать при разгрызании белкой орехов. Сначала белка пытается прогрызть и расщепить орех, проделывая бороздки по всем направлениям, и только постепенно она находит более эффективный способ. Белка нащупывает естественную бороздку, углубляет ее и легко разгрызает орех; при этом у разных особей наблюдаются индивидуальные приемы правильных действий [630]. Аналогичное улучшение навыка вышелушивания семян у вьюрков в результате опыта описал Кир [1309].

Еще один пример, приводимый Эйбл-Эйбесфельдтом [639],— ловля и умерщвление добычи хорьком. Неопытное животное с первого же раза характерным движением встряхивает и переворачивает жертву, но умерщвляющему укусу в затылок хорек должен обучиться, чему способствуют игры с братьями и сестрами. У некоторых мелких кошачьих укус направлен в шею независимо от опыта, хотя впоследствии хищник обучается кусать точно в затылок [1517]. Игра, по-видимому, также способствует совершенствованию ориентации при реакциях спаривания у млекопитающих, у которых вначале часто попытки спариться оказываются неудачными (см., например, [1599, 1600, 1601]—у мышей; [924] — у макак-резусов; [714] — у крыс; [193] — у собак).

Следует подчеркнуть, что на основании одних лишь наблюдений, говорящих о совершенствовании той или иной реакции с опытом, нельзя установить, что ориентация соответствующих движений изменяется в результате обучения. Например, клевание у цыплят состоит из собственно клевка, захватывания и проглатывания. Тщательные наблюдения показали, что сначала попытки редко бывают удачными и лишь 15% клевков ведет к проглатыванию [322]. Опыты, в которых цыплята получали возможность сделать первый клевок в разном возрасте (с 1-го по 5-й день), а до того содержались в темноте и получали корм из рук, показали, что точность клевков с возрастом увеличивается. Этого нельзя объяснить обучением, а следует связать с ростом и развитием организма; возможно, точность увеличивается в результате общего улучшения нервно-мышечной координации и устойчивости позы. Однако в каждой возрастной группе происходит дальнейшее увеличение точности: цыплята, которые уже имеют опыт клевания, клюют точнее, чем неопытные цыплята того же возраста (рис. 155) [491]. Итак улучшение реакции клевания, наблюдаемое у нормально выращенных цыплят по мере того, как они практикуются в этом виде активности, может быть как следствием обучения, так и следствием увеличения устойчивости позы.

Когда птенец чайки клюет пятно на клюве родителя, он вертит головой, пытаясь ударить своим клювом о клюв родителя. Такое поведение развивается у птенцов, выросших в нормальных условиях, но у птенцов, выращенных в темноте, не наблюдается; следовательно, в этом случае опыт играет некоторую роль [900].

Опыт может играть большую роль в ориентации и навигации летающих животных. Чтобы точно делать поправку на движение солнца, по которому они ориентируются, пчелы должны обладать некоторым представлением о траектории его движения, хотя для этого не требуется восприятия полного его перемещения по небосклону [1523]. У птиц ориентация иногда, видимо, не зависит от опыта во время полета; даже способность певчих птиц ориентироваться

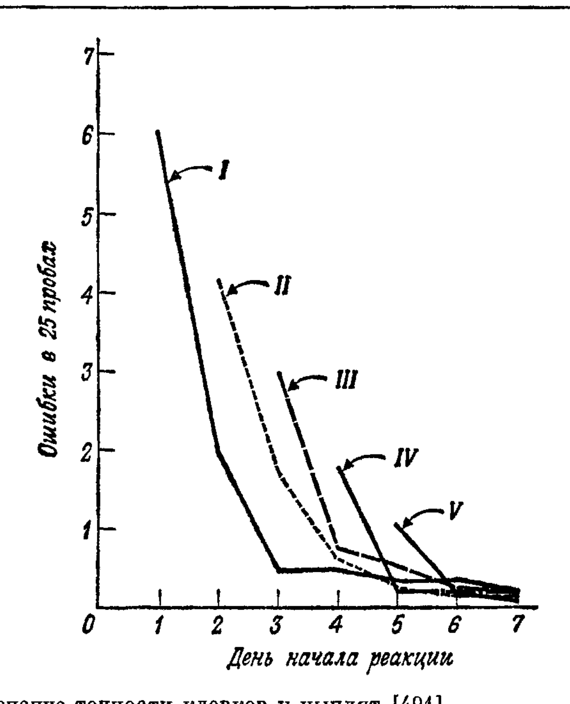


Рис. 155. Изменение точности клевков у цыплят [491].

По оси ординат отложено среднее число промахов у цыплят, начавших практиковаться через разные промежутки времени после вылупления.
I — через 1 сут; *II* — через 2 сут; *III* — через 3 сут; *IV* — через 4 сут; *V* — через 5 сут.

ночью, вероятно, не зависит от предварительного опыта [2104]. Однако перелеты и возвращение к дому требуют определенного обучения. Место, куда возвратятся мигрирующие птицы в следующий сезон, определяется в продолжение очень короткого периода во время линьки [1557]. Голуби, выпущенные вдали от дома, возвращаются обратно, даже если их до этого ни разу не выпускали. Однако если голубятню обнести высокой оградой, то способность к ориентации ухудшается [2492]; по-видимому, важно, чтобы голуби, оставаясь в голубятне, имели возможность видеть нижнюю часть неба. Впрочем, не исключено, что дело здесь не в отсутствии обучения, которое

происходило бы, если бы не ограда, а скорее в разрушении птичьего «секстанта» из-за быстрых угловых изменений слишком близкого горизонта, когда птица летает вперед и назад [1680].

Отметим, наконец, что при исследовании развития движений и их ориентации картина часто получается неполной, если конкретные движения рассматривать изолированно. Например, Вайнс (в печати) описала, как изменяется с возрастом ориентация реакции дефекации птенцов большой синицы (*Parus major*). Однако это изменение связано с изменением ориентации при отдыхе и при реакции выпрашивания, которые в свою очередь определяются размером и формой гнезда, а гнездо изменяется по мере того, как птенцы растут и становятся сильнее.

19.6. ВЫВОДЫ

1. Форма многих видоспецифичных движений близка к совершенной уже при первом их появлении в нормальной ситуации. Таким образом, для их развития несуществен предварительный опыт, за которым следует нормальное функциональное подкрепление. Это не означает, однако, что предшествующий опыт совсем не играет никакой роли при развитии движения; в частности, вполне возможно, что на форму движений может влиять пренатальная активность.

2. Рассматриваются примеры того, как форма более или менее характерных для вида двигательных актов зависит от обучения.

3. Описано использование орудий приматами.

4. Особый интерес для исследований представляет звуковая сигнализация у птиц. Хотя у многих видов характерные песни и крики появляются и у особей, выращенных в изоляции, другие виды должны обучаться пению. Процесс формирования песни у некоторых видов можно представить как формирование на ранних стадиях жизни «модели» песни (золльверт), а затем подгонку соответствующих мышечных движений.

5. Часто совершенствование видоспецифичных движений является результатом изменения их «ориентационной» составляющей.

ГЛАВА 20

РАЗВИТИЕ ПЕРЦЕПТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ

О том, что́ именно воспринимает животное, нам приходится судить по его поведению. Считается, что животное не различает физически различающихся раздражителей, если они всегда вызывают у него одинаковые реакции. Между тем вполне возможно, что способность к различению все же имеется, но в данном случае просто не используется. Если, однако, в результате неадекватной реакции животное испытывает неприятные последствия, скажем, чувствует боль, падает с обрыва, упускает добычу и т. п., то естественно предположить, что это связано с каким-то недостатком сенсорно-перцептивного аппарата (гл. 5 и 6). Именно такого рода явления и будут рассмотрены в настоящей главе. В какой мере способность к различению раздражителей определяется предшествующим опытом? Пытаясь ответить на этот вопрос, мы в основном ограничимся различением формы и пространственных отношений и связанной с этим различением проблемой зрительного контроля движений.

20.1. ОРИЕНТАЦИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ У КАРАКАТИЦЫ И У НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Точное выполнение реакции с первого же раза свидетельствует о независимости ее ориентации от предварительного опыта. Так, каракатица сначала поворачивается в сторону добычи, а нацелившись, резко выбрасывает свои длинные ловчие руки-щупальца. Этот бросок выполняется лишь тогда, когда каракатица находится на нужном расстоянии до жертвы. Даже только что вылупившиеся каракатицы, охотящиеся в первый раз, почти всегда делают точный бросок [2551]. Поэтому можно сказать, что оценка расстояния во время охоты практически не зависит от опыта. Вероятно, по мере того как животное растет, механизм этой реакции модифицируется, так как соответственно изменяется необходимое для броска расстояние (см. также [749]).

Значительно подробнее исследована пространственная ориентация реакций у позвоночных, у которых сетчатка более или менее упорядоченно связана со зрительными областями мозга — среднего или конечного, в зависимости от филогенетического уровня. Сперри (см., например, [2263, 2264]), исследовавший в целой серии тщательных опытов формирование этих связей, использовал различные зрительные реакции саламандр. Нормальное животное точно нацеливается

туда, где находится приманка, и демонстрирует оптокинетическую реакцию слежения (см. разд. 7.3), когда вокруг него вращается цилиндр с вертикальными полосами. Если глаз животного повернуть, не повреждая зрительного нерва, на 180° вокруг оптической оси, то он скоро приживается в новом положении. При этом также переворачивается сетчатка — сверху вниз и изнутри наружу. Как и следует ожидать, в таком случае зрительно-двигательные реакции оказываются тоже «перевернутыми» — животное бросается не туда, где в действительности находится добыча, а симметрично в другую сторону, оптокинетические реакции на вращение зрительного поля вокруг дорсовентральной или передне-задней оси выполняются в направлении, противоположном нормальному, и т. д. Такая инверсия зрительных реакций сохраняется неопределенно долгое время (рис. 156) [1].

Можно перевернуть глаз после перерезки зрительного тракта. Перерезанные волокна постепенно регенерируют, вновь устанавливается связь с мозгом, что приводит к восстановлению зрения. При этом, как и в предыдущем опыте, все зрительные реакции оказываются реверсированными. Таким образом, хотя пространственные взаимоотношения аксонов в месте перерезки нерва резко и притом совершенно случайным образом нарушаются, между сетчаткой и мозгом восстанавливаются упорядоченные связи. Если при этом пересадить глаза из одной глазницы в другую, то положение глаза изменяется только по одной оси. После восстановления зрения нарушение зрительных реакций будет наблюдаться только в этой плоскости. Эти и другие эксперименты Сперри показали, что функциональные отношения между глазом и мозгом закладываются у амфибий упорядоченно независимо от того, прорастают ли волокна зрительного нерва в мозг в эмбриональный период или же регенерируют после перерезки нерва у взрослого животного. Очевидно также, что аксоны из сетчатки различаются между собой, и эта специфичность обусловлена тем, от каких частей сетчатки они отходят. Сперри предположил, что упорядочение связей в мозге детерминировано биохимическим сродством нейронов, различным для разных частей сетчатки; из множества контактов, образуемых врастающими аксонами с нейронами в центральной нервной системе, лишь некоторые образуют синаптические связи. Аналогичным образом упорядоченные связи восстанавливаются после перерезки вестибулярного нерва, кожных нервов, проприоцептивных волокон и т. д. [738, 2264, 2265, 2267, 2582).

По крайней мере биохимическая специфичность для глаз не детерминируется с начала развития сетчатки. Если глазной бокал эмбрио-

[1] Результаты таких экспериментов могут, по-видимому, различаться у разных видов. Так, Шантаголаи показал (см. в [775]), что *Triturus vulgaris* не способен вновь научиться корректировать свои реакции в обращенном поле зрения, а *T. cristatus* пытаются сделать это. Предполагается, что это различие связано со степенью увеличения скорости движения глаз; у первого вида глаза были неподвижны, а второй вид мог получать через проприоцептивную и оптическую обратную связь от движений глаз противоречивую информацию об обращенном поле зрения.

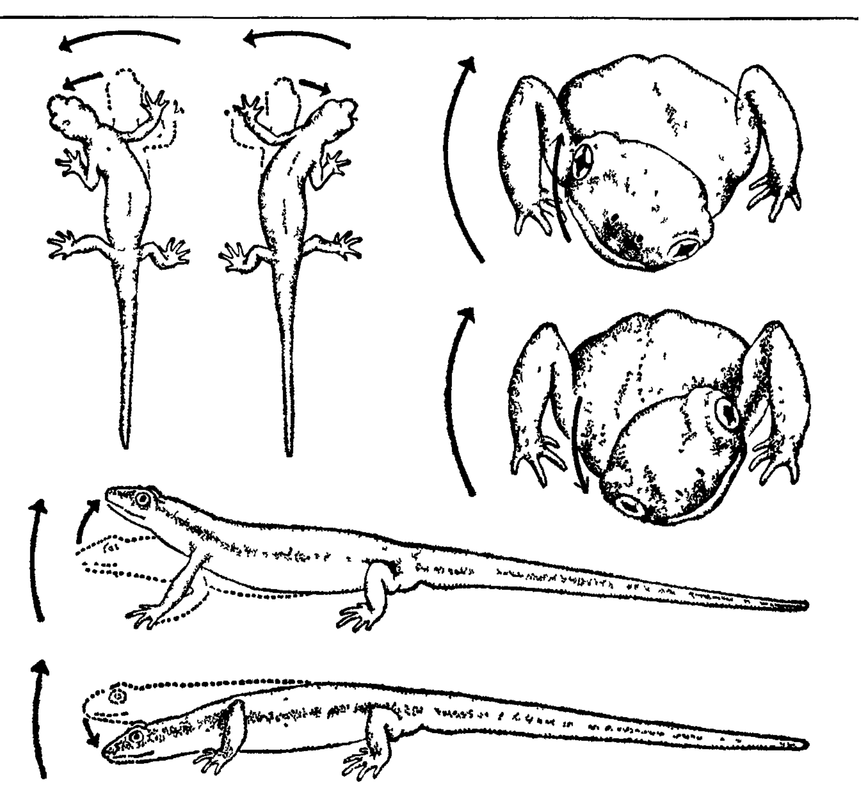


Рис 156 Зрительно-двигательные реакции саламандр с нормальными и перевернутыми глазами [*2264*].

Параллельные стрелки, направленные в одну сторону,— нормальная реакция, параллельные стрелки, направленные в разные стороны,— инвертированные реакции

на амблистомы перевернуть на стадии, предшествующей закладке хвостовой почки, то зрение будет нормальным, таким образом, топографические отношения сетчатки с тектумом не детерминированы вплоть до этой стадии [2299]. Известно также, что детерминация происходит вдоль обеих осей глаза независимо

Процесс регенерации нерва можно проследить еще более детально, используя электрофизиологическую методику составления карты в проекции поля зрения. На различные участки сетчатки проецируется маленькое световое пятно и одновременно регистрируются вызванные потенциалы в соответствующих участках центральной нервной системы. Джейкобсон и Гейз [1238] перерезали у взрослых серебряных карасей зрительный нерв и наблюдали, как происходит реиннервация тектума, если регенерирует только половина зрительного нерва. Оказалось, что проекция поля зрения на соответствующую часть тектума оказывается в этом случае такой же, как если бы просто бы-

ла перерезана половина зрительного нерва. Когда у рыб удаляли половину тектума, а зрительному нерву давали полностью регенерировать, то проекция нерва на сохранившуюся часть тектума была такой же, как и до операции При помощи аналогичной методики на амфибиях были получены дополнительные данные, свидетельствующие о том, что ретино-тектальные связи обусловлены биохимической специфичностью.

Однако в первоначальную теорию Сперри были внесены некоторые изменения. Они были сделаны на основании результатов опытов с эмбрионами *Xenopus laevis*. В этих экспериментах назальную половину глазного бокала заменяли темпоральной, взятой от другого эмбриона, и наоборот, в результате чего у животных развивались «назально-назальные» или «темпорально-темпоральные» глаза. Через 24 месяца проводилось электрофизиологическое картирование. У нормальных животных волокна от височной части сетчатки идут к переднему отделу тектума, а от назальной — к заднему В случае назально-назальных или темпорально-темпоральных глаз волокна от каждой из половин сетчатки распределялись по всему тектуму. Это позволяет предположить, что любой отдел тектума способен образовывать связи с волокнами любой из половин сетчатки При этом зрительные волокна от каждой половины сетчатки сохраняли нормальное распределение по отношению друг к другу, хотя и распространялись по всему тектуму. Эти результаты можно интерпретировать следующим образом Каждая ганглиозная клетка сетчатки характеризуется двумя параметрами, связанными со значениями градиентов по назо-темпоральной и дорсо-вентральной осям; сходные градиенты по ростро-каудальной и латеро-медиальной осям существуют в тектуме. При этом важны не абсолютные величины градиентов, а положение клетки вдоль соответствующего градиента. Если в результате удаления половины глазного бокала соответствующий градиент уменьшается наполовину, то оставшаяся половина сетчатки будет образовывать связи по всему тектуму. Скажем, точка, находившаяся на полпути вдоль одного из градиентов целого глаза, окажется после операции конечной для соответствующего градиента в сетчатке и должна, таким образом, устанавливать связь с соответствующим концом градиента, распространяясь дальше по тектуму. Однако возможно и другое объяснение, а именно что волокна от каждой половины составной сетчатки образуют связь только со своей половиной тектума, а другая половина просто не развивается. Эксперименты, в которых проверялась справедливость этих альтернативных гипотез, не дали окончательного ответа, но все же они скорее говорят в пользу первой гипотезы, согласно которой каждое волокно характеризуется определенным положением на градиенте, а характер распределения волокон на тектуме определяется тем же градиентом Однако и это объяснение не окончательно, поскольку степень специфичности варьирует в зависимости от участка сетчатки и может возрастать со временем [772, 773, 774] (см. также [2269]).

В гл. 5 было показано, что у амфибий существует не просто проекция «точка в точку» между сетчаткой и тектумом, но также что оптические волокна, различные по своим функциям, идут в разные слои тектума. Леттвин и др. [1493] подтвердили данные Сперри, согласно которым после регенерации зрительного нерва происходит восстановление нормальных проекций «точка в точку», как это явствует из анализа зрительно-двигательных реакций; они также показали что при этом устанавливаются связи с соответствующими слоями. Кроме того, Паррис [1897] показал, что у жаб, обученных различению формы, этот навык сохраняется после перерезки и последующей регенерации зрительных нервов.

Сперри (см., например, [2265, 2266]) выдвинул предположение, что ход развития многих отделов нервной системы определяется специфическим химическим сродством между различными классами нейронов. Нейронная и синаптическая специфичность рассматриваются как более тонкий уровень более «грубых» процессов, таких, как эмбриональная индукция, влияние эмбриональных полей и других основных процессов, известных из экспериментальной эмбриологии; нейрохимическая дифференцировка нервной системы рассматривается как более тонкий механизм, нежели те, которые выявляются избирательным действием различных красителей, фармакологических препаратов, ядов и т. п. В опытах, которые обсуждаются ниже, показано, что рассмотренные явления и процессы обнаруживаются не только у низших позвоночных. Однако, кроме уже приведенных оговорок, отметим, что теория специфического химического сродства не универсальна; в частности, она неприменима к случаю регенерации у саранчи после поворота ее фасеточного глаза на 180° [1154].

Даже изящный анализ, проведенный Сперри, не дает оснований утверждать, что зрительные реакции саламандр независимы от всякого зрительного опыта; известно, что у других амфибий функционирование сетчатки зависит от воздействия света [1369]. Кроме того, хотя принцип специфического химического сродства справедлив для многих позвоночных, частные процессы развития сенсо-моторных систем могут сильно различаться в разных крупных таксономических группах. Так, у высших позвоночных регенерация не столь распространена; она чаще обнаруживается на ранних стадиях развития, чем на более поздних, и у низших позвоночных чаще, чем у высших, и это коррелирует с данными о пластичности тканей в процессе регенерации.

20.2. СТЕПЕНЬ ВЛИЯНИЯ ЗРИТЕЛЬНОЙ ДЕПРИВАЦИИ НА ПРОСТРАНСТВЕННОЕ И ПРЕДМЕТНОЕ ЗРЕНИЕ У ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Роль опыта в развитии способностей к восприятию можно изучать, например, частично или полностью лишая животных сенсорного притока. Такие исследования, начало которым было в основном положе-

но Хеббом [973], проводились главным образом на птицах и млекопитающих, выращенных в полной темноте или лишенных возможности воспринимать структурированное зрительное раздражение. Результаты этих исследований не всегда легко интерпретировать, поскольку полная зрительная депривация может вызвать глубокие, но скрытые изменения в зрительной системе — уменьшение размеров клеток в зрительной коре и латеральном коленчатом теле, уменьшение толщины и васкуляризации коры и т. д. [320, 473, 2004—2006, 2529]. Влияние зрительной депривации может отражаться на одних структурах, не сказываясь на других, может затрагивать одни функции, не изменяя других, и, наконец, оно может быть ограничено коротким чувствительным периодом (см., например, [727]). К зрительной депривации чувствительны как низшие позвоночные, так и млекопитающие [1369]. Зрительная депривация не просто замедляет развитие, но может изменить его течение [684]. Однако если помнить обо всем этом, то такая методика позволяет получать интересные результаты.

В качестве примера приведем эксперименты с хомячками (*Peromyscus*) [2460], в которых исследовали зависимость между моментом прозревания и появлением оптокинетической реакции.

У большинства изученных видов и линий хомячков эта реакция появлялась в тот же день, когда у них открывались глаза. Однако у линии, выведенной специально по признаку раннего прозревания, оптокинетическая реакция появлялась лишь через 2—4 дня после открытия глаз, т. е. как раз тогда, когда прозревают нормальные животные. Таким образом, одновременно было показано, что для развития этой реакции зрительный опыт несуществен и что зрительный опыт хомячков из «ранней» линии практически не ускоряет появления реакции. Однако если бы мы не знали о происхождении этой линии, то вполне могли бы приписать интервал между прозреванием и появлением реакции влиянию зрительного опыта (если бы не был поставлен контроль с выращенными в темноте животными).

У птиц, выращенных в условиях зрительной депривации, простые рефлекторные реакции, не связанные с ориентацией в пространстве, например зрачковый рефлекс, могут остаться незатронутыми. Маурер [1803] сшивал веки птенцам голубей еще до того, как они прозревали. Когда на шестой неделе швы снимали, у птиц наблюдался нормальный зрачковый рефлекс, тогда как оптокинетический нистагм, старт-реакция и способность избегать объекты ухудшались. Поведение пришло в норму после трехдневного пребывания в условиях нормального освещения. Здесь не исключена возможность дегенерации сетчатки; Зигель [2211, 2212], выращивая горлиц, глаза которых до 2-месячного возраста были прикрыты светорассеивающими колпачками, не обнаружил ухудшения оптокинетической реакции.

Реакцию клевания часто применяют при исследовании пространственного восприятия у птиц. Когда цыплятам, содержавшимся в темноте в течение нескольких дней после вылупления из яйца, давали

корм при нормальном освещении, значительная часть клевков была неточной. Однако эти результаты вызваны не столько нарушениями восприятия, сколько неустойчивостью позы. Наступающее со временем совершенствование реакции происходит как за счет увеличения устойчивости позы и улучшения мышечной координации, так и в результате обучения в собственном смысле (см. разд. 19.5). Если цыплят содержать в темноте две недели и все это время кормить их из ложки, то реакция клевания у них вообще не развивается [1886]; однако это, вероятно, вызвано не сенсорно-перцептивными нарушениями, а влиянием других реакций.

Дальнейшие опыты, в которых использовалась реакция клевания, привели к довольно противоречивым результатам. Хесс [1029] применял более сложную методику, нежели полная зрительная депривация. Только что вылупившимся цыплятам надевали очки, в которые вставляли призмы, смещавшие поле зрения на 7° в сторону; контрольным птицам надевали очки с простыми стеклами. Оказалось, что клевки контрольных цыплят сосредоточивались вблизи мишени, тогда как экспериментальные целились в среднем на 7° левее или правее. Реального улучшения в первые 3—4 дня жизни практически не наблюдалось. Однако, когда Морей и Джордан [1780] повторили этот же опыт, используя призмы с различными коэффициентами преломления, постоянной ошибки, соответствующей смещению изображения, они не получили, но обнаружили, что точность клевков у цыплят прогрессивно уменьшалась. Выводы Хесса критиковались также с теоретических позиций [66].

В другом эксперименте Хесс исследовал роль опыта в использовании сигналов от обоих глаз. Цыплята могли смотреть либо одним, либо другим глазом по очереди, но не обоими одновременно. В возрасте 2—3 мес им надевали на оба глаза очки с бинокулярными призмами и проверяли точность клевков. Призмы подбирались таким образом, чтобы цыпленок, если он пользовался для оценки расстояния сигналами от обоих глаз, клевал вблизи цели. Поскольку все 9 испытанных цыплят клевали вблизи цели, можно, по-видимому, считать, что использование признаков, воспринимаемых обоими глазами, для оценки расстояния не зависит от опыта восприятия обоими глазами (см., однако, разд. 20.6). Как всегда, не следует забывать об ограниченном значении таких отрицательных выводов; ведь нам ничего не известно о том, как влияет другой опыт восприятия в той же или другой модальности на развитие способностей цыплят к зрительному восприятию.

Почти полная независимость восприятия расстояния от зрительного опыта у цыплят была продемонстрирована совсем другим методом. Предположив, что восприятие глубины является специальным случаем восприятия расстояния, Уок и Гибсон [2483, 2484] провели серию экспериментов с молодыми животными разных видов на установке «зрительный обрыв». Установка представляет собой лист стекла, до половины лежащий на столе, так что вторая половина свеши-

вается над полом; на столе под стекло подложена материя в крупную белую и черную клетку («мелкая» сторона), и точно такая же материя уложена под выступающим куском стекла прямо на пол («глубокая» сторона). Животное помещают на мосток, отделяющий «глубокую» сторону от «мелкой», и смотрят, сколько раз оно спускается с него на ту или иную сторону (рис. 157). Цыплята в возрасте 24 ч (в этом возрасте они обычно не отходят далеко от наседки) всегда спускались на «мелкую» сторону, отходя от края «обрыва». Такие же результаты получены с цыплятами, которых до опыта в течение суток держали в полной темноте [2207].

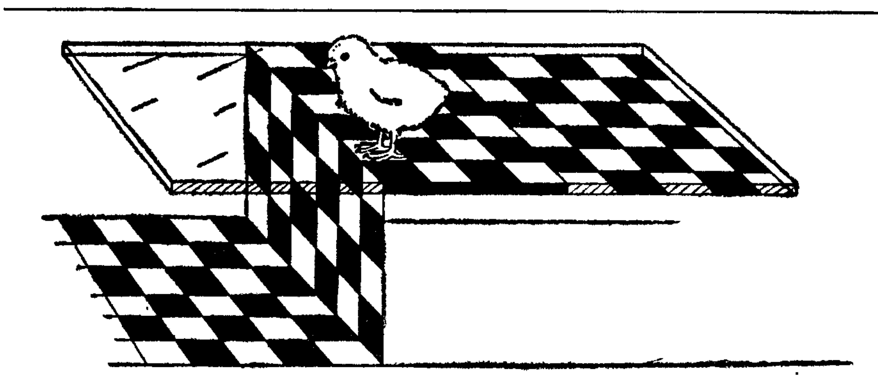


Рис. 157. Установка «зрительный обрыв».

Справа непосредственно под стекло подложена материя в черную и белую клетку; слева такая же материя положена на пол под стеклом.

Почти все виды, испытанные на этой установке, избегали «глубокой» стороны, если животных испытывали в возрасте, когда они обычно начинают передвигаться самостоятельно,— козлята и ягнята в 1-й день жизни, котята на 4-й неделе, ребенок в возрасте от 6 до 14 мес. Крысы также чаще сходили на «мелкую» сторону, но только в том случае, если стекло находилось вне досягаемости вибрисс. Даже крысы, которых в течение 90 дней после рождения содержали в темноте, вели себя на «зрительном обрыве» так же, как и контрольные. Макаки-резусы предпочитают «мелкую» сторону, начиная с 3-дневного возраста [2051]. Лишь у черепахи не наблюдалось предпочтения «мелкой» стороны, близкого к 100%.

Кир [1310] исследовал, как ведут себя на установке «зрительный обрыв» недавно вылупившиеся птенцы выводковых птиц. Птенцы видов, гнездящихся на земле, явно предпочитали «мелкую» сторону, виды же, гнездящиеся на деревьях, выбирали обе стороны с равной частотой. Однако следует учитывать, что в последнем случае птицы на «мелкую» сторону *сходили*, а на «глубокую» *прыгали*. Все становится на свои места, если вспомнить об экологии этих птиц: разу-

меется, их птенцы воспринимают глубину, но, чтобы присоединиться к матери у подножия дерева, они должны выпрыгнуть из гнезда.

Хотя на край «обрыва» реагируют животные самых разных видов, ориентируются они по разным сигнальным признакам. Например, цыплята избегают зрительной пустоты, даже если она может служить опорой; крысы же, хотя и способны использовать зрительные сигналы, игнорируют их, если «пустота» их поддерживает. Природа используемых животными в этом случае зрительных сигналов послужила темой для дискуссий. Во всяком случае, у цыплят бинокулярное зрение не играет существенной роли при различении «глубокой» и «мелкой» сторон [2117]. Два наиболее вероятных сенсорных признака, от которых зависит восприятие глубины,— это линейная перспектива, которая состоит в уменьшении величины проекции объекта на сетчатку по мере удаления от него, а также параллакс движения (близкие предметы быстрее перемещаются в поле зрения, чем отдаленные). Уок и Гибсон [2484] считают, что у крыс и однодневных цыплят главную роль играет параллакс. Однако на установке «зрительный обрыв», на которой клетчатую материю подкладывали непосредственно под стекло на всем его протяжении, но так, что половина куска материи была в мелкую клетку, а другая — в крупную, крысы, выращенные при нормальном освещении, ходили только по крупным квадратам («мелкая» сторона). У животных, выращенных в темноте, такого предпочтения сначала не наблюдалось, но оно проявлялось после 24-часового пребывания на свету. Таким образом, линейная перспектива также может служить для распознавания глубины, но эта реакция приобретается, вероятно, в результате опыта (ср. [1462]; см. также [2206]). Однако здесь много неясного; так, Шиффману и Уоку [2117] не удалось показать, что животные предпочитают «мелкую» сторону благодаря приобретенной ассоциации между близостью клеток и их величиной. Кроме того, Шинкман [2207] считает, что цыплята отличают «глубокую» сторону от «мелкой» главным образом по признакам, требующим фокусировки зрения, тогда как признаки, различаемые с помощью бинокулярного зрения, и параллакс движения особой роли не играют. Однако Пэлен [1888] обнаружил, что цыплята не проявляют никакого предпочтения к подложенным под стекло рисункам с четкими изображениями перед расплывчатыми. Это противоречит мнению Шинкмана, хотя следует заметить, что птицы вообще не способны фокусировать взгляд на расплывчатых изображениях и, таким образом, не могут получить с их помощью никакой информации о расстоянии. Другие эксперименты подробно обсуждаются в обзорах Уока и Гибсона [2484], а также Уока [2483].

Хотя цыплята даже с очень кратковременным зрительным опытом предпочитают «мелкую» сторону, все же, выдерживая их некоторое время на «глубокой» стороне, можно несколько ослабить реакцию избегания «глубины» [2325]. Креймс и Карр [1402] подтвердили эти результаты и показали, что цыплята, выращенные на непрозрачном

полу, но видевшие «обрыв» через прозрачные стенки клетки, реже спускались с мостика на «глубокую» сторону, чем цыплята, выращенные на прозрачном полу. Аналогично, хотя крысы в норме предпочитают «мелкую» сторону, те из них, которые были выращены на «глубокой» стороне, реже заходят на «мелкую» сторону, очевидно потому, что последняя становится для них новой средой ([1284], см. также [417]). Опыт может усилить и нормальное предпочтение: крысы, выращенные в обогащенной среде, чаще выбирают «мелкую» сторону, чем животные, выращенные в лабораторных клетках [642].

Еще большую роль играет опыт у других видов. Котята, выращенные в темноте и испытанные на «зрительном обрыве» на 27-й день жизни, не проявляли никакого предпочтения. Лишь после зрительного опыта в течение недели их поведение оказывается сравнимым с поведением животных, выращенных в нормальных условиях [2484]. Хелд и Хейн [999] показали, что котята могут правильно вести себя на «зрительном обрыве», если даже у них видит только один глаз, при условии, что этот глаз использовался до того при самопроизвольных активных передвижениях. Если же этот глаз действовал только во время пассивных перемещений, то он не может правильно контролировать поведение. Поэтому Хелд и Хейн утверждают, что котята могут отличать «глубокую» сторону от «мелкой» во время самопроизвольных движений; по связи между движением и перемещением изображения на сетчатке определяется расстояние от объекта до глаза. К этому вопросу мы еще вернемся.

Мунро и др. (из [2005]) довольно точно определили, какой объем зрительного опыта необходим котятам для восприятия расстояния. Если опускать котенка над столом, он вытягивает передние лапы, прежде чем они коснутся поверхности. В нормальных условиях такое «приземление под контролем зрения» впервые появляется на 22—28-й день жизни. Мунро делил пометы котят на контрольные и экспериментальные группы. В течение первых 18 дней жизни всех котят содержали при нормальном освещении, а затем обе группы держали 23 ч в темноте, освещая в сутки всего в течение 1 ч. На то время, что котят освещали, т. е. на 1 ч, экспериментальным котятам прикрепляли на глаза колпачки, рассеивающие свет. Контрольных котят ежедневно испытывали на «приземление под контролем зрения». На следующий день после появления у них этой реакции (т. е. через 27—29 дней) с подопытных котят из того же помета во время освещения сняли колпачки и также испытали на «зрительное приземление». У всех 15 котят из экспериментальной группы первая реакция появилась после 5 ч пребывания в условиях освещения независимо от того, содержали их на свету 5 ч подряд или по 1 ч в течение 5 дней.

Таким образом, у котят развитие зрительной реактивности и зрительно-двигательного контроля зависит от опыта в большей степени, чем у цыплят. Ризен (см., например, [2004]) обнаружил значительные зрительные нарушения у шимпанзе, которого выращивали в полной темноте, за исключением 90-минутного светового периода еже-

дневно. С 7,5-месячного возраста продолжительность светового периода начали постепенно увеличивать на протяжении 10 дней. Во время этого периода у обезьяны отмечались нистагм и косоглазие, отсутствие мигательного рефлекса на движение в зрительном поле, а также расстройства фиксации взора и реакции слежения. Мигание впервые наблюдалось на 9-й день нормального воздействия зрительных раздражителей; фиксация взора и реакция слежения впервые появились на 11-й день; в продолжение следующих недель нарушения постепенно компенсировались. Аналогичные данные были получены для многих других животных, подвергавшихся зрительной депривации различной длительности. Особенно интересен случай, когда в течение 90-минутного светового периода животное фиксировали в положении лежа на спине. Хотя у этого животного нарушения зрительного восприятия были слабее, чем у животных, содержавшихся в полной темноте или при рассеянном свете, все же они были сильнее выражены, чем у особей, которые в этот период могли свободно передвигаться (ср. разд. 20.8).

Обращаясь к проблеме распознавания образов, следует отметить, что в экспериментах с ранней перцептивной депривацией на птицах и низших млекопитающих были получены довольно противоречивые результаты. Пасторе [1899—1901] сообщает, что у утят способность к восприятию формы, а также константность восприятия размера и яркости развиваются независимо от зрительного опыта. У птиц зрительное различение можно выработать только на 1—2-й день жизни. Зигель [2211, 2212] выращивал горлиц в полупрозрачных очках и обнаружил, что впоследствии им требовалось на обучение различению значительно больше времени, чем птицам, выращенным в нормальных условиях; что касается других модальностей, то, прежде чем эмбрион птицы сможет различать видовой крик матери, оказывается необходимой слуховая стимуляция [831]. Выращивание крыс на ранних стадиях в темноте лишь незначительно влияет на зрительное различение у них [970, 971], хотя для развития константности восприятия размеров необходим зрительный опыт [1000], а слуховая депривация на ранних стадиях может привести к нарушениям в распознавании слуховых образов [2332].

У высших млекопитающих, выращенных в условиях сенсорной депривации, может резко нарушиться способность к различению формы, хотя степень таких нарушений, как мы увидим далее, в значительной мере зависит от применяемого метода оценки. Кошки, выращенные в темноте, не только хуже справляются с тестом на «зрительный обрыв», но и медленнее контрольных обучаются распознавать зрительные образы; однако способность к различению яркости остается у них незатронутой, а интерокулярный перенос изменяется мало [1714, 2007]. Аналогичные эффекты были обнаружены у приматов [436, 684, 2004, 2005, 2679]. Так, макаки-резусы, лишенные с рождения до 20—60-го дня жизни возможности видеть различные предметы, обучались зрительному различению и разнообразным зритель-

ным реакциям примерно с той же скоростью, что и новорожденные обезьяны. По мере увеличения опыта различные контролируемые зрением реакции, в том числе поведение в тесте на «зрительный обрыв», постепенно совершенствовались. Быстрое увеличение остроты зрения и совершенствование слежения, а также раннее появление бинокулярной конвергенции у лишенных света животных после того, как их помещают в условия нормальной освещенности,— все это позволяет говорить о роли факторов созревания [2627]. У шимпанзе, подвергнутых зрительной депривации, зрительное восприятие также развивается постепенно. Шимпанзе, о котором говорилось выше, выращенный в темноте, быстро обучался различать горизонтальные и вертикальные линии, но для различения человеческих лиц ему потребовалось гораздо больше времени; в отличие от нормально выращенных детенышей того же возраста он в первое время после начала освещения не пугался, когда его кормил незнакомый человек.

Однако результаты, полученные в опытах по выращиванию в условиях зрительной депривации и его влиянию на способность распознавать форму, зависят, в частности, от той реакции, по которой мы судим о распознавании. Например, Ризен и Меллингер [2008] обнаружили, что кошки, подвергнутые частичной зрительной депривации, обучались зрительному распознаванию дольше, чем контрольные, когда их испытывали на поворот в один из двух коридоров. В то же время Мейерс и Мак-Клири [1714] отмечали менее значительные нарушения, когда животных обучали дифференцировке в павловском станке, а показателем служила реакция сгибания задней конечности. Следовательно, можно предположить, что в этих опытах было выявлено влияние зрительной депривации на способность ориентироваться в пространстве, а не на способность различать форму. К этому вопросу мы еще вернемся.

Фантц [684, 685] высказал другое соображение относительно той роли, которую играет зрительная депривация в развитии восприятия формы у нормального животного. Он утверждает, что зрительная депривация не препятствует развитию зрения, а изменяет ход этого развития, приводя не только к нарушениям на уровне нервной системы, но вызывая также глазодвигательные аномалии, чрезмерную активацию при новых раздражителях, появление ненормальных взаимоотношений с сородичами и нарушение обычного предпочтения зрительных раздражителей. Поведение животного, с самого рождения лишенного зрительного опыта, в очень малой степени определяется способностями, имеющимися у новорожденного. Фантц, изучавший эти способности непосредственно, использовал для оценки зрительного предпочтения относительную продолжительность фиксации взора на разных объектах; обнаружив предпочтение, он отбирал соответствующие предметы для задачи на различение. Схема установки, в которой испытывали детеныша обезьяны, приведена на рис. 158. Опыты Фантца показали, что детеныши макак-резусов и шимпанзе, а также дети способны различать некоторые объекты без

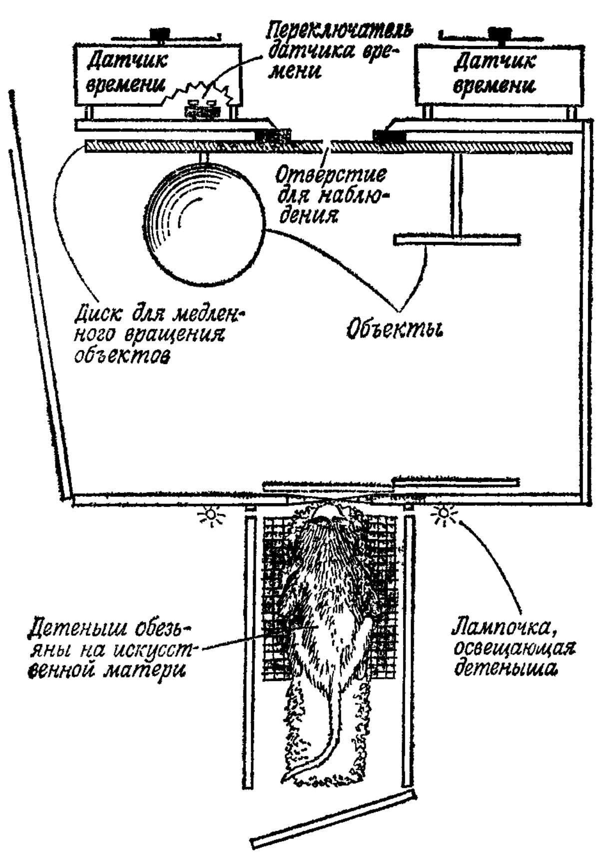


Рис 158. Установка для оценки зрительного предпочтения у детенышей обезьян [684].

Вид сверху, представленная пара объектов — шар и круг, оба диаметром 15 см.

всякого зрительного обучения и с самого рождения проявляют выраженное предпочтение определенных зрительных образов (см. ниже и рис. 159, 160; [683], а также [1336]). Хотя высказывалось предположение, что дело здесь в различении интенсивностей отраженного от различных объектов света на уровне сетчатки [2091], эти данные тем не менее требуют пересмотра некоторых выводов, полученных в экспериментах на зрительное различение с животными, подвергнутыми предварительной депривации.

Так или иначе, совершенно очевидно, что в нормальных условиях способность к предметному зрению со временем развивается. Известно, что у слепорожденных людей, у которых зрение в зрелом возрасте восстановилось, наблюдались серьезные нарушения зритель-

ного восприятия, причем восстановление функций происходило крайне медленно; таким образом, очевидно, что многие стороны зрительного восприятия зависят от зрительного опыта [860, 2183]. Известно также, что другие типы стимуляции, например тактильная, когда животное берут в руки, могут отразиться на развитии зрительного внимания [2567]. Происходящие при этом изменения тщательно исследовал Фантц [684, 685], применивший метод выбора объекта, фиксируемого взором. В одной серии экспериментов он оценивал

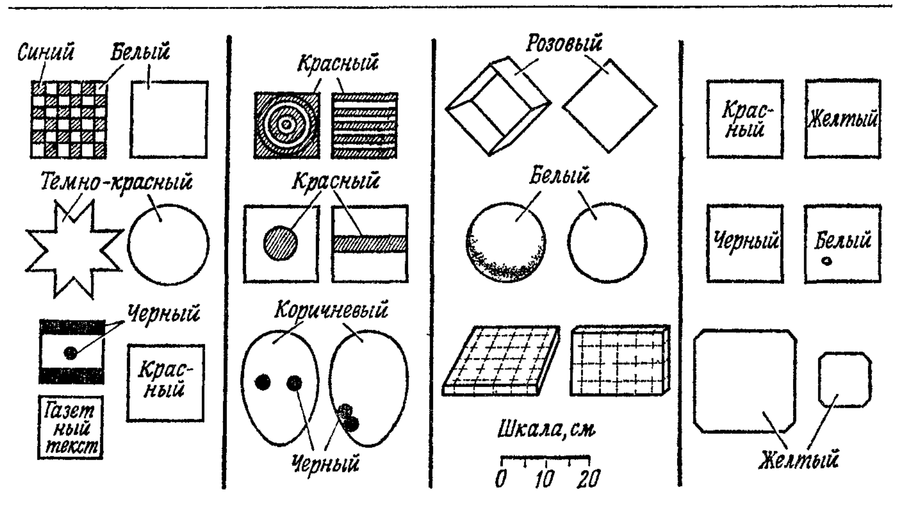


Рис. 159 Пары раздражителей, используемые для оценки предпочтения по фиксации взора у детенышей макак-резусов [684].

Объекты разбиты на 4 категории (слева направо) 1) сложные (с рисунком или с вырезанными краями) — простые (без рисунка и с ровными краями), 2) центрированные — нецентрированные, 3) объемные — плоские, 4) различающиеся не по форме, а по другим признакам (цвет, размер)

предпочтение раздражителей у молодых макак-резусов, которых различное время держали в темноте. Испытания начались к концу периода зрительной депривации, когда животным ежедневно стали предоставлять возможность в течение 5 мин видеть окружающие предметы. Пары раздражителей были разбиты на группы, как показано на рис. 159. Средняя степень предпочтения обычно выбираемых объектов (изображены слева на рис. 159) приведена на рис. 160; в случае объектов, не различающихся по конфигурации, отмечается только тенденция реагировать в направлении этих объектов. Каждая точка соответствует среднему значению для всех животных в течение 1 (первая неделя после окончания периода депривации) или 4 недель испытаний. У животных, дольше всех содержавшихся в темноте, реакции на предметы первых трех групп почти не различались, тогда как реакции на объекты, не различающиеся по конфигурации,

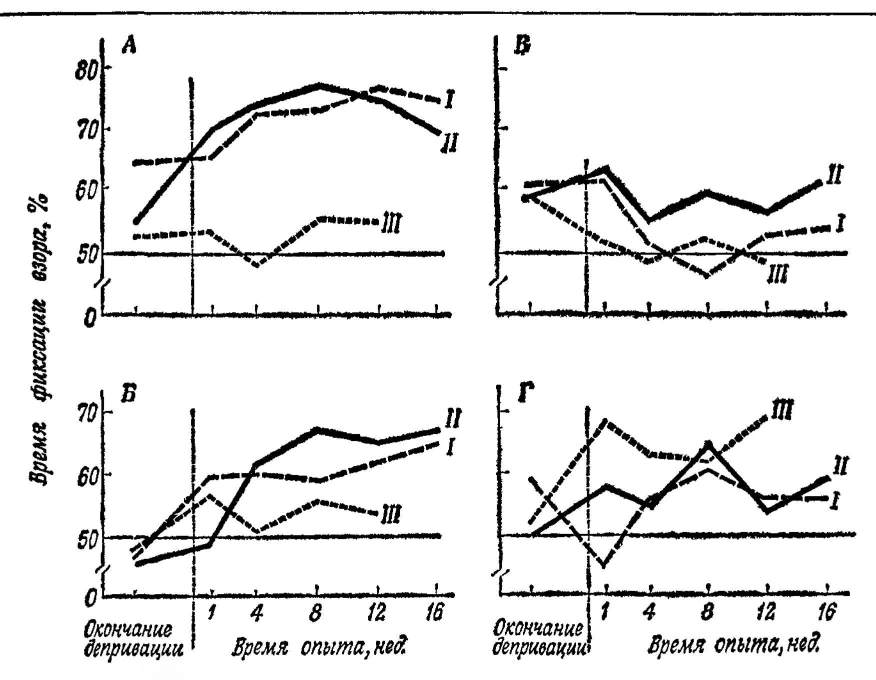


Рис. 160. Изменения зрительного предпочтения различных признаков раздражителей, изображенных на рис. 159, у детенышей макак-резусов после зрительной депривации [684].

А. Предъявлялись сложные и простые раздражители. *Б.* Предъявлялись объемные и плоские раздражители. *В.* Предъявлялись центрированные и нецентрированные раздражители. *Г.* Предъявлялись пары раздражителей, различающихся не формой, а другими признаками. *I*—0—3 нед в темноте; *II*—5—6 нед в темноте; *III*—8—16 нед в темноте. Горизонтальная линия — для случайного выбора в отсутствие предпочтения.

оказались у них различными. Две группы животных, подвергшихся менее продолжительной депривации, предпочитали разрисованные или имеющие сложные края фигуры простым и неразрисованным, и это предпочтение с опытом практически не усиливалось, однако предпочтение объемных объектов плоским возрастало пропорционально времени, проведенному в условиях освещения (см. также [2093]).

Происходящие изменения зависели не только от зрительного опыта; об этом свидетельствует тщательный анализ предпочтения раздражителей животными, выращенными в темноте. Предпочтение более сложных или разрисованных объектов простым и гладким возрастает к 3-й или 4-й неделе жизни. Эта тенденция сохранялась, если до двухмесячного возраста зрительный опыт животного не ограничивали. В противном случае возникающая приблизительно в месячном возрасте противоположная тенденция становится необратимой. Животные после длительной зрительной депривации не избегают «глубокой» стороны «зрительного обрыва» в течение всего периода испы-

таний. Таким образом, период выращивания в темноте не просто замедляет развитие зрительного восприятия, но может изменить его нормальное развитие или полностью остановить его, даже если впоследствии возможность получения зрительного опыта не ограничивается.

Фантц [684] считает, что зрительное исследование среды невозможно без некоторой начальной зрительной избирательности. В противном случае взгляд либо блуждал бы, ни на чем не задерживаясь, либо фиксировался на какой-то одной точке. Не ясно, почему зрительное предпочтение изменяется, если зрительный опыт отсутствует или очень незначителен. Фантц предположил, что усиление предпочтения сложных фигур у животных, выращенных в темноте, обусловлено «дальнейшим созреванием зрительной системы, более высоким оптимальным уровнем активации и усложнением нервной организации». При условии адекватного зрительного опыта дифференциальное внимание к различным аспектам среды в результате избирательной зрительной исследовательской активности обусловливает возможность обучения; то, чему обучается животное, определяется как характером зрительного предпочтения, так и внешней средой. Известно, что предпочтение отдается объектам, для которых характерен сильный контраст фигуры и фона, эффект параллакса, а также движущимся объектам; это дает возможность дифференцировать эти признаки и строить ассоциации. Такие изменения, имеющие место без дифференцированного подкрепления, вероятно, лежат в основе «перцептивного обучения» (см. ниже).

20.3. ИЗМЕНЕНИЯ СТЕПЕНИ СЛОЖНОСТИ СРЕДЫ; ПЕРЦЕПТИВНОЕ ОБУЧЕНИЕ

Другой подход к этой проблеме, позволяющий избежать тяжелых последствий сенсорной депривации, связан с контролем сложности окружающей среды. Как подчеркнул Хебб [973], опыт в раннем возрасте должен быть тем благоприятнее, чем он разнообразнее. Поэтому многие исследователи пытались оценить, как влияет воздействие обогащенной среды в раннем возрасте на развитие перцептивных способностей и зависящую от них способность к обучению. В некоторых из этих исследований использовались сложные тесты, например обучение в лабиринте. Оказалось, например, что крысы, выращенные в просторном помещении, впоследствии обучаются в лабиринте быстрее, чем крысы, содержавшиеся в тесном помещении; молодые крысы, которых некоторое время выращивали в просторной клетке, обучаются лучше, чем крысы, содержавшиеся сначала в обычной тесной клетке, а в более позднем возрасте переведенные на такой же примерно срок в большую клетку [1218]. К этому вопросу мы еще вернемся (разд. 23.2).

Значительно больший интерес в связи с рассматриваемой проблемой представляют исследования, в которых влияние опыта в раннем

возрасте оценивали при помощи тестов на обучение различению. Оказалось, что способность различать объекты, которую часто приписывают «перцептивному обучению» [798], зависит от раннего зрительного опыта. Торп [2375] подчеркивал его возможное значение на всех уровнях филогенеза.

Перцептивное обучение не зависит от подкрепления. Хотя крысы, которых держали в темноте до 96-го дня жизни, впоследствии могут обучиться отличать круг от треугольника [795], ранний опыт восприятия формы без дифференцированного подкрепления, по-видимому, облегчает процесс обучения [793]. Этот эффект не очень устойчив и сильно зависит от условий эксперимента. В частности, если фигуры вырезаны из какого-нибудь материала, то ранний опыт их восприятия значительно сильнее влияет на последующее обучение распознаванию, чем в случае тех же фигур, просто нарисованных на фоне прямоугольника. Гибсон и др. [795] предположили, что это связано с привлекающими внимание признаками раздражителей. Гибсон также обнаружил, что предварительное предъявление хотя бы одного из объектов, которые впоследствии животное должно будет распознавать, ускоряет обучение различению, причем подкрепляется этот раздражитель во время различения или нет, роли не играет [794]. Таким образом, этот эффект обусловлен знакомством со свойствами раздражителей, а не образованием положительной ассоциации между раздражителем и реакцией (см., однако, разд. 24.4).

Майклз и др. [1724] пошли еще дальше, предположив, что опыт может приводить к определенному абстрагированию свойств раздражителей. Они исследовали влияние различных типов зрительного опыта на способность крыс различать количественную характеристику (площадь, высоту, яркость) и форму различных раздражителей. У крыс, выращенных в темноте и только во время опытов получавших возможность видеть окружающую среду, результаты в задаче на различение количественных характеристик постепенно улучшались, но все же оставались хуже, чем у особей, выращенных при нормальном освещении. Постепенное улучшение результатов при решении задач (каждая из которых была новой) указывает, по мнению авторов, на то, что животные реагировали не просто на различие яркости, размера или освещенности, но на различия количественных характеристик раздражителей как таковые.

О связи перцептивного обучения с обучением различать свойства раздражителей свидетельствуют также эксперименты, в которых контролировались некоторые свойства раздражителей. Мейер и Мак-Ги [1693] исследовали, как крысы, выращенные в разных условиях, различают при помощи зрения и осязания трехмерные фигуры (в форме креста и треугольника). Для этого крыс разбивали на 4 группы в зависимости от условий содержания в первые 155—162 дня жизни:

1) группа со зрительно-тактильным опытом (стенки клетки сделаны из серой фанеры; в клетке имелось несколько объемных фигур);

2) группа только со зрительным опытом (то же, но фигуры размещены за стеклом);

3) группа с минимальным опытом (то же, но никаких фигур нет);

4) контрольная группа (из клетки хорошо видно помещение лаборатории).

Тесты проводились после того, как животных несколько дней содержали в стандартных лабораторных клетках. Оказалось, что 1-я группа по результатам превосходила 2-ю, а та в свою очередь превосходила 3-ю; 2-я и 4-я группы дали практически одинаковые результаты. Объяснить все это можно, исходя из гипотезы, что сначала животные должны обучиться воспринимать и различать фигуры как целостные объекты, т. е. дифференцировать тактильные и зрительные сигналы, относящиеся к краям и углам фигур, а затем обучиться тому, какой из предметов связан с получением пищи, а какой — нет. К началу испытаний животные 1-й группы уже выполнили начальный этап, и, таким образом, им оставалось решить только вторую задачу. Животные 2-й группы могли распознавать объекты только зрительно, поэтому помимо второй половины задачи они должны были еще обучиться тактильной дифференцировке. Животные 3-й группы должны были пройти через все этапы. Зрительные раздражители, которые воспринимались животными 4-й группы, видимо, помогли им достичь того же уровня, что и животным 2-й группы. Авторы считают, что первая стадия обучения не зависит от подкрепления. К сожалению, в этом исследовании отмечалась высокая смертность экспериментальных животных, которую авторы никак не объясняют. Гипотеза о двух стадиях процесса обучения подробнее обсуждается в гл. 24.

20.4. РАЗВИТИЕ «СТИМУЛЬНОГО КОНТРОЛЯ»

Если у животного вырабатывают инструментальную реакцию на какой-то раздражитель, а затем начинают изменять величину какого-либо одного из его параметров, то реакция обычно ослабевает. Существование такого «градиента генерализации», когда максимальная реакция соответствует тому значению параметра раздражителя, на которое вырабатывалась реакция, указывает на то, что реакция находится под контролем данного параметра раздражителя. Отсутствие градиента (когда никаких изменений амплитуды реакции при изменении раздражителя не происходит) говорит об отсутствии такого «стимульного контроля». Таким образом, «стимульный контроль» определяется «как степень, в которой величина первоначального раздражителя определяет вероятность появления условной реакции» [2344]. Существование градиента генерализации реакции на раздражитель, на который первоначально вырабатывалась реакция, является основным постулатом сторонников теории непрерывности (см. разд. 24.4), таких, как Халл [1185] и Спенс (см., например, [2255]).

Их точку зрения критиковали Лешли и Уэйд [1463], утверждавшие, что генерализация происходит, когда животное просто не в состоянии отличить тестирующие раздражители от исходного. Они считают, что способность к распознаванию зависит от опыта с соответствующим континуумом раздражений, в результате чего испытуемый может абстрагировать соответствующие параметры раздражителя. Явления стимульного контроля реакции возникают уже тогда, когда инструментальная реакция подкрепляется в присутствии раздражителя. Однако в целом ряде опытов было показано, что дело обстоит, по-видимому, не так-то просто. Например, Питерсону [1921] удалось

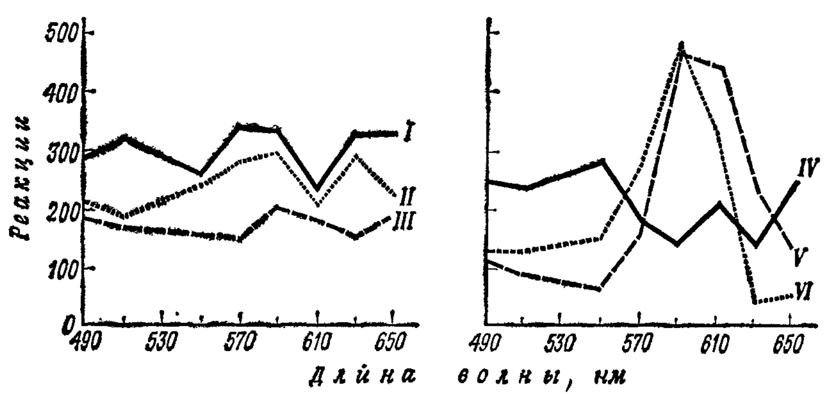


Рис. 161. Градиенты генерализации раздражителя у утят [1921].

Птицы *I—IV* выращивались при монохроматическом свете с длиной волны 589 нм, а птицы *V* и *VI* — при нормальном освещении. Раздражитель, на который вырабатывалась реакция,— свет с длиной волны 589 нм.

показать, что определенную роль играет предшествующий опыт. Утят, выращенных при нормальном белом свете, обучали клевать диск, подсвеченный светом с длиной волны 589 нм. Вслед за этим в тесте на генерализацию без подкрепления первоначальный и испытываемые раздражители предъявляли в случайном порядке. В результате был выявлен четкий двусторонний градиент генерализации (рис. 161), что указывает на существование стимульного контроля. Однако, когда утят после вылупления из яйца выращивали в условиях монохроматического освещения (длина волны 589 нм), а затем испытывали точно таким же образом, как и в первом случае, градиент генерализации отсутствовал, что говорит об отсутствии какого бы то ни было стимульного контроля. Таким образом, в данном случае для развития стимульного контроля требовалось предварительное выращивание при белом свете. Аналогичные результаты были получены Ганцем и Ризеном [764] на обезьянах; для обезьян, выращенных в темноте и обученных реагировать на какой-то один определенный раздражитель, первоначально градиент генерализации отсутствовал.

Однако более поздние работы не подтвердили этих выводов. Мэллот [1638] на цыплятах и Рудольф и др. [2075] на цыплятах и перепелках получили градиент генерализации с максимумом, соответствующим исходному раздражителю даже у тех птиц, которые были лишены возможности воспринимать континуум раздражителей. Авторы, обсуждая возможные причины несовпадения их результатов с данными Питерсона, приходят к выводу, что восприятие континуума раздражителя не обязательно для получения градиента генерализации, имеющего пик. Таким образом, этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Возникает следующий вопрос: как и когда предварительное ознакомление с континуумом раздражителей приводит к формированию градиента генерализации? Питерсон и Террес [2344] считают, что причиной является дифференцированное подкрепление различных точек континуума еще до теста на генерализацию, и многие эксперименты как будто бы подтверждают эту точку зрения. Дженкинс и Харрисон [1268] показали в опытах на голубях, у которых реакция подкреплялась при тоне 1 кГц, что простого предъявления звукового раздражителя, изменяющегося по частоте, до начала обучения недостаточно для формирования стимульного контроля. Только последующее дифференцированное подкрепление (когда сигнал ассоциируется с подкреплением, а его отсутствие — с угашением) приводило к установлению стимульного контроля. Стимульный контроль не устанавливался, если этот тон предъявлялся на всем протяжении обучения. Аналогичные результаты были получены и со зрительными раздражителями, когда свет определенной интенсивности падал не на ограниченный участок, где находился диск для клевания, а на всю панель. Оказалось, что в первом случае степень реакции менялась тем сильнее, чем больше предъявляемый раздражитель отличался от исходного; во втором же случае градиент генерализации не отмечался [988]. Авторы предположили, что обширный освещенный участок труднее выделить на фоне всей экспериментальной камеры, чем небольшой освещенный диск, в ответ на который происходит реакция. Они считают, что здесь происходит дифференцированное подкрепление реакции на освещенный диск, хотя это и не запланировано заранее экспериментатором.

Хейнеманн и др. [987] продемонстрировали роль дифференцированного подкрепления в другом опыте. Голубей обучали различать два звуковых сигнала разной частоты при одном свете (А) и не различать их при другом свете (Б). В случае А кривая генерализации говорит о наличии контроля реакции частотой тона, в случае Б отмечался плоский градиент генерализации.

Бэрон обучал 4 группы голубей клевать диск при предъявлении белой вертикальной полосы на зеленом фоне. Для одной группы отрицательным условным раздражителем служил просто зеленый фон, для второй — красный фон, для третьей — красный фон с белой полосой, а птицам четвертой группы «отрицательного» сигнала

не предъявляли. Затем птицы всех 4 групп были подвергнуты тесту на генерализацию, в котором полосы в предъявляемых фигурах располагались под различными углами по отношению к вертикали. Градиент генерализации отмечался лишь в первой группе, в которой различение осуществлялось только по наличию или отсутствию полосы: максимальная величина реакции соответствовала исходному раздражителю. Во всех остальных группах градиент генерализации был плоский. Следовательно, стимульный контроль устанавливался только в том случае, когда птицы должны были в результате дифференцированного подкрепления различать, имеется или отсутствует полоса (Бэрон, 1965, цит. по Терресу [2344]).

Таким образом, очевидно, что во многих изученных случаях дифференцированное подкрепление играет при установлении стимульного контроля по меньшей мере важную роль. Это, разумеется, не означает, что оно необходимо во всех случаях, у всех животных, для всех параметров раздражителей. Однако на основании имеющихся данных можно прийти именно к такому выводу. При «перцептивном обучении» предъявление двух или более раздражителей без дифференцированного подкрепления впоследствии, видимо, облегчает их распознавание в ходе различения, когда один из них подкрепляется. При «установлении стимульного контроля» дифференцированное подкрепление происходит (или мы считаем, что происходит) во время выработки реакции. В обоих случаях для дифференцированной реакции требуется дифференцированное подкрепление, но при перцептивном обучении, как полагают, оно не является необходимым на первой стадии при условии, что животное уделяет раздражителям достаточно «внимания», т. е. реагирует на них адекватно. Связанный с этим круг вопросов обсуждается в гл. 24.

Сюда же относится проблема генерализации при различении формы. Когда животное обучается отличать одну форму от другой, то наблюдается некоторая генерализация реакции на объекты сходной формы. Например, крыса, обучившаяся выполнять реакцию на сплошной треугольник, будет также реагировать на контур треугольника или на треугольник другого размера. Определенные способности к обобщению в этом смысле отмечены также у крыс и обезьян, выращенных в темноте или при рассеянном свете, хотя в целом животные, подвергшиеся депривации, осуществляют перенос навыка хуже, чем нормальные. Хебб [973] связывал генерализацию с движениями глаз; новый раздражитель (например, контур треугольника) вызывает движения глаз, аналогичные тем, которые вызывает исходный раздражитель (сплошной треугольник). Однако Ганц и Уилсон [765] обнаружили, что макаки-резусы, выращенные с рождения в условиях, исключающих возможность структурированного зрительного восприятия, и обученные отличать горизонтальную линию от вертикальной при условии, что изображение падало на ограниченный участок сетчатки, впоследствии были способны к генерализации формы не в меньшей степени, чем контрольные животные.

Чтобы объяснить эти результаты, авторы предположили, что существуют некие функциональные единицы, подобные нейронам в зрительной коре кошек, которые избирательно реагируют на различные конфигурации зрительных раздражителей сразу же, как только у животных открываются глаза (см. разд. 5.4, 20.6 и 20.7).

20.5. ЭКВИВАЛЕНТНОСТЬ ВОСПРИЯТИЯ ЧЕРЕЗ ОБА ГЛАЗА

Функциональную эквивалентность обоих глаз можно оценить в таком опыте: закрыв животному один глаз, его обучают зрительному различению, а затем проверяют, как сохраняется навык, если закрыть другой глаз. Известно, что уткам для интерокулярного переноса не требуется предварительного восприятия объектов обоими глазами [1767, 1768]; это, вероятно, связано с полным перекрестом зрительных нервов в хиазме. У высших млекопитающих, имеющих мозолистое тело, полный перенос не обнаруживается до тех пор, пока животное не получит возможности некоторое время воспринимать обоими глазами одновременно зрительную ситуацию при нормальном освещении (см., например, [2004]). У кошек и шимпанзе, выращенных с одним закрытым глазом, восприятие через этот глаз впоследствии значительно ухудшалось, даже если второй глаз функционировал нормально; у таких животных обычная эквивалентность обоих глаз отсутствовала, а навыки различения оставались специфичными для того глаза, через который их вырабатывали. Однако следует отметить следующее: хотя у кошек, выращенных в условиях невозможности предметного зрения, зрительное различение вырабатывалось медленнее, чем в норме, в отношении интерокулярного переноса они практически ничем не отличались от животных в контроле, если тест проводился при помощи реакций, не требующих зрительного контроля [1714]. Было высказано предположение, что обнаруженное ранее отсутствие интерокулярного переноса после зрительной депривации отражает отсутствие зрительно-двигательной эквипотенциальности, необходимой для выполнения контролируемых зрением реакций. Однако впоследствии вопрос еще более усложнился. Зехцер [2176] в опытах на кошках с «расщепленным мозгом» (т. е. с перерезанным мозолистым телом) показал, что при выработке различения с пищевым подкреплением интерокулярного переноса не происходит, а в случае отрицательного подкрепления (электрическое раздражение) такой перенос имеет место. Вероятно, это объясняется функционированием подкорковых путей, не связанных с мозолистым телом. Дальнейший свет на эту проблему проливают опыты, обсуждаемые в следующем разделе.

20.6. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАЗВИТИЯ ВОСПРИЯТИЯ У КОШЕК

Новое понимание как последствий зрительной депривации, так и развития связи между обоими глазами стало возможным после недавних исследований зрительной системы котят. Как отмечалось в гл. 5, на большинство клеток зрительной коры у нормальной кошки поступают раздражения от обоих глаз, причем соответствующие рецептивные поля имеют одинаковую ориентацию и расположение на сетчатке. Большинство клеток имеет более тесную связь с контралатеральным глазом, чем с ипсилатеральным. Если котят лишить нормальной зрительной стимуляции, а затем испытать их в возрасте от 8 до 16 дней, то оказывается, что реакции корковых нейронов у них практически не отличаются от соответствующих реакций нейронов взрослых кошек. Таким образом, связи, отвечающие за высокоорганизованное поведение клеток в стриарной коре, функционируют уже через несколько дней после рождения, а их развитие до этого момента не зависит от предметного зрения [1167]. Однако если котят выращивать с одним закрытым глазом до 2—3 мес, то восприятие через этот глаз ухудшается; при этом большинство клеток зрительной коры реагируют на стимуляцию нормального глаза и имеют нормальные рецептивные поля, и лишь весьма немногие клетки реагируют на стимуляцию ранее закрытого глаза. Таким образом, у животных с одним закрытым глазом происходит нарушение системы, нормально функционирующей с момента рождения. По-видимому, зрительный опыт придает зрительной системе устойчивость к воздействию депривации. Если котенок до 1—2-месячного возраста имел нормальный зрительный опыт, то при последующей односторонней зрительной депривации ее эффект был сравнительно незначителен. У взрослых же кошек даже 3—4-месячная односторонняя зрительная депривация не влияет на активность корковых нейронов [2592].

Клетки латерального коленчатого тела менее чувствительны к зрительной депривации с момента рождения; в этом случае большинство нейронов по-прежнему имеет нормальные рецептивные поля с возбуждающим центром и тормозной периферией или наоборот, однако отмечаются небольшое снижение активности и некоторые гистологические изменения. Изменения менее заметны или вообще отсутствуют, если депривации предшествует период зрительного опыта [2593]. Если зрительная депривация длилась с момента рождения до трехмесячного возраста, то функции восстанавливаются лишь частично [2594].

Итак, закрывание одного глаза с момента рождения в значительной мере нарушает функционирование зрительной системы; однако последствия закрывания обоих глаз менее серьезны, чем можно было бы ожидать. Визель и Хьюбель [2595] сшивали котятам веки, а затем в возрасте 2,5—4 мес проводили испытания. Хотя некоторые клетки не реагировали на раздражение, а другие давали аномальные ответы,

реактивность целого ряда клеток, по-видимому, была во всех отношениях нормальной. Таким образом, степень нарушений, вызванных односторонней зрительной депривацией, зависит от того, был ли одновременно с этим закрыт другой глаз. Нарушения восприятия наступают, по-видимому, не из-за того, что животное не пользуется одним глазом, а в результате аномального взаимодействия между двумя глазами. Дополнительные данные в пользу этой точки зрения получены в опытах на котятах, у которых в момент прозревания вызывали искусственное косоглазие путем повреждения наружных глазных мышц. Животных выращивали в нормальных условиях с 3-месячного возраста до 1 года. Оказалось, что после этого никаких нарушений восприятия через каждый глаз по отдельности не было. Регистрация активности нейронов в зрительной коре также не выявила отклонений от нормы, за тем лишь исключением, что на стимуляцию обоих глаз отвечало 20% клеток (у нормальных кошек — 80%). Поскольку, как мы видели, большинство клеток зрительной коры могут отвечать на стимуляцию обоих глаз вскоре после рождения, при косоглазии клетки коры в еще большей степени реагируют на влияния от глаза, доминирующего от рождения, и в конечном итоге утрачивают связь с другой стороной. Таким образом, отсутствие синергизма между информацией, поступающей от обоих глаз, может вызвать нарушение связей, обеспечивающих взаимодействие двух глаз. Аналогичный результат был получен в опытах, в которых каждый глаз закрывали через день поочередно, так что котенок никогда не пользовался обоими глазами одновременно [1170].

20.7. КИНЕСТЕТИЧЕСКАЯ ПЕРЦЕПЦИЯ У ШИМПАНЗЕ

Для оценки эффекта депривации в других сенсорных модальностях Ниссен и др. [1856] заключали ноги и руки 4-недельного детеныша шимпанзе в картонные цилиндры и содержали его так в течение 30 мес. Когда наконец цилиндры снимали, у шимпанзе отмечались значительные тактильно-кинестетические расстройства пространственной ориентации; например, раздражаемый участок кожи ему удавалось нащупать только после длительного блуждания руки. Животное не могло нормально сидеть и ходить, не чистило шерсть, а когда его брали на руки, не цеплялось за держащего его человека. Способности к зрительному различению не отклонялись от нормы. Дальнейшие опыты, относящиеся к этому вопросу, будут рассмотрены ниже.

20.8. РАЗВИТИЕ ЗРИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНОЙ КООРДИНАЦИИ

Часто развитие перцептивных способностей оценивается по результатам того или иного вида двигательной активности, например по тому, в какую сторону от «зрительного обрыва» идет животное, отталкивается ли лапами при «приземлении под зрительным контролем» и т. д. В этих случаях учитывается, следовательно, не просто процесс воспри-

ятия, но также и сенсо-моторная координация. В приведенном выше опыте Ризена с шимпанзе наглядно показано, что для развития сенсорных способностей недостаточно одного лишь воздействия раздражителей. У животных, лишенных возможности активно передвигаться, возникают значительные нарушения по сравнению с нормой. В другом эксперименте Ризен и Ааронс [2007] показали, что у котят, выращенных в условиях, исключающих возможность активных перемещений, но позволявших воспринимать нормальную зрительную стимуляцию, развиваются нарушения поведения, выполняемого под контролем зрения, по сравнению с котятами из того же помета, выращенными в нормальных условиях. Аналогичные нарушения наблюдались у котят, которые могли самостоятельно передвигаться, но носили на глазах светорассеивающие колпачки.

Такие эксперименты можно интерпретировать двояко. Ризен [2005] вслед за Хеббом считает, что для развития контролируемого зрением поведения нормальная зрительная стимуляция играет важную роль, поскольку она способствует формированию сенсорно-сенсорных ассоциаций (т. е. ассоциаций, в которые не входят в явном виде двигательные реакции) как в одной модальности, так и между разными модальностями. С этой точки зрения среда, в которой содержится котенок, лишенный возможности самостоятельно передвигаться, хотя и обеспечивает нормальную зрительную стимуляцию, но эта стимуляция недостаточно разнообразна. Согласно другой точке зрения, значение имеет не просто разнообразие раздражителей, а то, обусловлено ли оно деятельностью самого животного или определяется внешними факторами. Чтобы ответить на этот вопрос, Хелд и Хейн [998] попытались уравнять стимуляцию у животных, передвигающихся активно, и у животных, лишенных этой возможности; для этого была использована установка, изображенная на рис. 162. У котенка, лишенного возможности активно передвигаться, движение вокруг собственной оси и вокруг оси установки контролировалось движениями второго котенка, который хотя и был привязан, но мог передвигаться самостоятельно. Зрительная стимуляция для второго котенка поступала в результате его собственных движений, а для первого котенка она в значительной степени поступала в результате соответствующих пассивных перемещений. Первоначально котят выращивали в темноте, а затем ежедневно с 8-й по 12-ю неделю жизни испытывали на установке. Впоследствии котят испытали на установке «зрительный обрыв» (см. разд. 20.2), а также в тесте на «приземление под контролем зрения» (см. там же). В обоих случаях лучшие результаты были у активных котят. В эксперименте, поставленном позднее, Хелд и Хейн [999] показали, что такие различия в способностях к восприятию пространственных отношений при содержании в условиях активного и пассивного перемещения можно вызвать даже у одного и того же котенка. Если у него один глаз был открыт только при активном перемещении, а другой — только при пассивном перемещении, то оказалось, что с помощью «активного» глаза поведение контролиро-

валось нормально, тогда как «пассивный» глаз был неспособен контролировать поведение. Хейн и Хелд [986] показали также, что тест на «приземление под зрительным контролем» состоит из двух компонентов: вытягивания конечностей и контролируемого зрением «дотягивания» до плоскости. Котят выращивали в широком воротнике, не позволявшем видеть ноги. Когда воротник снимали и опускали котят на поверхность с отверстиями, они вытягивали передние ноги, как это обычно делают кошки, но часто попадали в отверстия. Контрольные же котята и нормально вытягивали ноги, и попадали на поверхность.

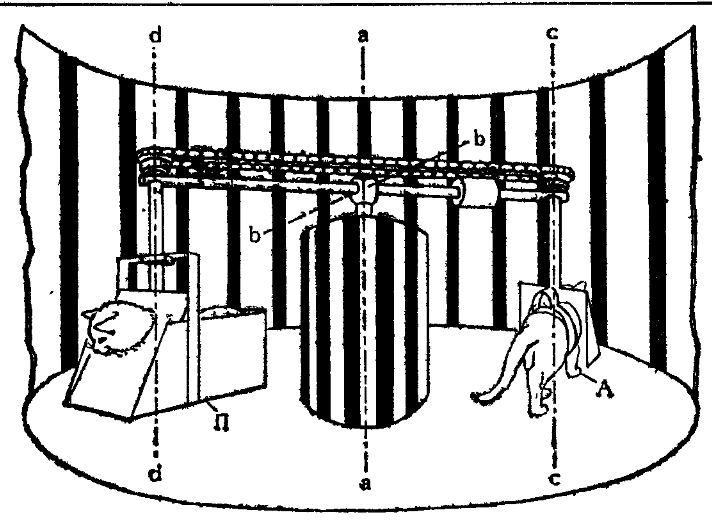


Рис. 162. Установка для оценки влияния зрительной обратной связи у активно передвигающегося *(А)* и пассивно перемещаемого *(П)* котят [998].

Аналогичные эксперименты были поставлены на приматах. Детенышей макак со дня рождения выращивали в специальном кресле с широким воротником вокруг шеи, исключавшим возможность видеть собственные конечности (рис. 163). На 35-й день им позволили увидеть одну из своих рук. Первоначально попытки дотянуться этой рукой под зрительным контролем до какого-нибудь объекта оканчивались неудачей. Поскольку животные могли двигать глазами и головой, а также контролировать движения рук относительно тела, нарушения были связаны именно с интеграцией зрительно-двигательного контроля движений головы и сенсо-моторного контроля движений конечности. Когда обезьяны впервые видели свою руку, они долгое время ее разглядывали, в результате чего наблюдалось постепенное улучшение зрительно-двигательной координации [993].

Такие результаты позволяют предположить, что роль опыта в развитии зрительного восприятия нельзя интерпретировать только на

основе ассоциаций типа S—S, как считают Хебб [973] и Ризен [2004]; по-видимому, речь здесь должна идти о связях типа S—R—S ([991]; см. также [1713]).

Эта точка зрения согласуется с данными Пиаже́ [1929, 1930] и Гезелла [789] о развитии поведения детей. Например, Пиаже́ обнаружил, что дети в возрасте до 3—4 мес не в состоянии интегрировать

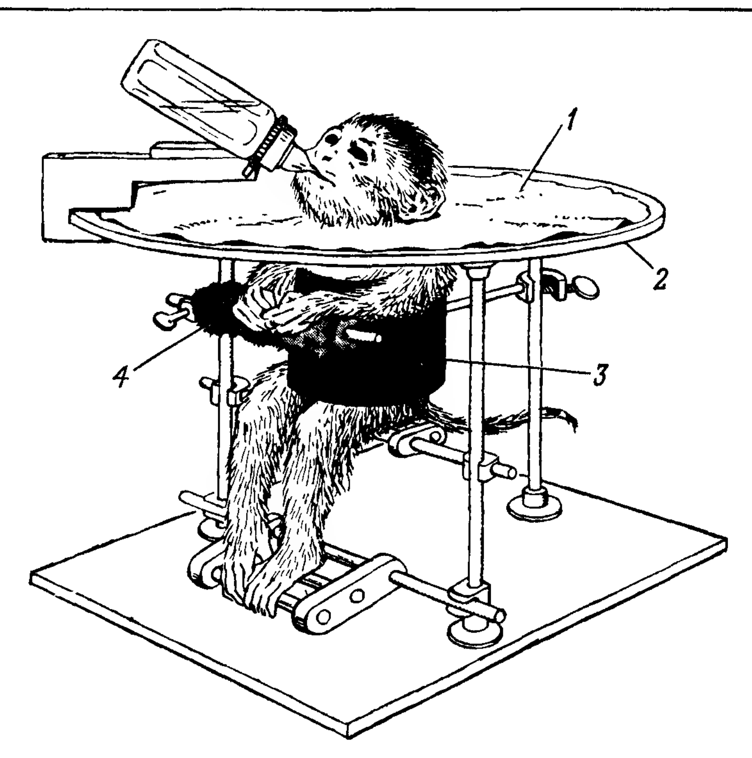


Рис. 163. Установка для выращивания детеныша обезьяны, лишенного возможности видеть свои конечности [993].

1 — салфетка; *2* — фанерный щит, закрывающий тело; *3* — металлический цилиндр; *4* — обшитый мехом валик; кроме того, можно установить еще покрытый мехом цилиндр диаметром 5 см между подставкой и валиком для рук.

раздражители различных модальностей от одного и того же объекта. К 5—6 мес ребенок начинает координировать зрительную и тактильную стимуляцию от предъявленного объекта, и Пиаже́ описал различение между «близким пространством», до которого можно дотянуться и прикоснуться к нему рукой, и «отдаленным пространством», до которого дотянуться нельзя. На всех стадиях развития зрительно-двигательной координации очевидна роль взаимодействия ребенка со средой посредством движений глаз, конечностей и тела. Уайт и др. [2566]

показали, что если дети даже при хорошем уходе и питании проводят много времени, лежа на спине, и видят только белый потолок, то они отстают в отношении многообразия сенсо-моторной активности от детей с более разнообразной внешней средой. Это отставание можно уменьшить или полностью ликвидировать, обогащая окружающую среду.

Здесь можно вернуться к вопросу о роли обратной связи в восприятии относительного движения (см. разд. 5.3). Даже простые организмы по-разному ведут себя в зависимости от того, передвигаются ли они относительно объектов или объекты перемещаются относительно них. Для объяснения этого факта фон Хольст и Миттельштедт [1119] выдвинули предположение, что последствия движения (обратная афферентация) сравниваются с представлением о требуемом движении (эфферентная копия или «санкционирующий разряд») в центральной нервной системе, и дальнейшее поведение организма зависит от этого сравнения (см. разд. 5.3). Однако в связи с этим возникает следующий вопрос. Каким образом «санкционирующий разряд» из эфферентной системы, возникающий, скажем, в результате команды передвинуть глаз на 10° вправо, и реафферентация от перемещения изображения на сетчатке на 10° точно уравновешивают друг друга? Быть может, в процессе роста организма определяется кодирование сообщений в каждом случае таким образом, что они точно уравновешиваются?

Неверность этого представления применительно к человеку легко продемонстрировать с помощью экспериментальных методов, нарушающих обратную афферентацию. Эти методы распадаются на три основные группы ([985, 991, 2345, 2346] и цитированная литература).

Перестройка

Если надеть на испытуемого призматические очки, то в зрительном поле произойдет кажущееся смещение объектов. Это приведет к различным нарушениям сенсо-моторной координации; например, человек не сможет точно положить палец на предмет, который он видит. Однако если носить очки достаточно долго, то происходит перестройка, и приблизительно через несколько часов ошибки такого рода почти полностью исчезают. Такая перестройка, хотя бы частичная, наступает даже в том случае, когда очки переворачивают изображение на сетчатке на 180° [1374, 2301]. Если носить призмы не постоянно, то можно приспособиться к восприятию как нормального, так и сдвинутого поля зрения [2331].

Такая перестройка зависит от сравнения движения, которое человек намерен сделать (золльверт), с реафферентной стимуляцией; иначе говоря, человек должен выполнять самопроизвольные движения и быть свидетелем их результатов. Например, когда человек носит призмы, смещающие все поле зрения вбок, то перестройка оказывается возможной, если ему позволяют в течение часа ходить само-

стоятельно; если же его примерно такое же время возят в кресле-каталке, то перестройки не наступает. Аналогичные результаты были получены при оценке координации в системе рука — глаз при смещении изображения призматическими очками. У человека в таких очках отмечается значительная перестройка, если он имеет возможность самостоятельно двигать руками; если же его руки передвигает экспериментатор, то перестройки не происходит [994, 997].

Рассогласование

В описанных выше опытах перестройка выражается в установлении правильного соотношения между фактической реафферентацией и реафферентацией, которая должна была бы быть получена, если бы не экспериментальное воздействие. При этом условии перестройка имеет место. Однако можно создать ситуацию, когда тенденцию рассогласования никак не удается предугадать. Коэн и др. (цит. по [991]) использовали призмы, преломление которых все время изменяется, в результате чего изображение на сетчатке проходит через целый ряд положений, и в каждый определенный момент вызванное призмами смещение непредсказуемо. В горизонтальной плоскости призмы вызывали более сильное смещение, чем в вертикальной. В этих условиях перестройки системы рука — глаз применительно к новым условиям не происходило, причем нарушения в горизонтальной плоскости были значительнее, чем в вертикальной. Аналогичные результаты были получены, когда вводили задержку между фактическим движением руки и возможностью видеть ее кажущееся движение; уже при задержке в 0,3 с адаптации к смещению изображения на сетчатке не наблюдалось [995].

Депривация

В этих опытах резко уменьшают объем входной сенсорной информации. Приведем типичный эксперимент: испытуемого помещают в звуконепроницаемую и звукоприглушающую камеру или в небольшую комнату с непрерывным маскирующим шумом; при этом испытуемый должен лежать на спине в непрозрачных очках и с картонными манжетами на руках, уменьшающими тактильную стимуляцию (см., например, [250, 589, 2249] и цитированную литературу). Некоторые результаты таких опытов мы уже рассматривали (см. разд. 9.3); здесь можно отметить, что такого рода ограничения вызывали значительное перцептивное последействие, сохранявшееся в течение нескольких минут или часов. Отмечавшиеся эффекты могли быть самыми разными, причем никакой закономерности не отмечалось. В числе наблюдаемых изменений может быть не только утрата константности восприятия и нарушение цветового зрения, но также искаженное восприятие формы (например, прямые углы или линии кажутся кривыми и волнистыми) [745]. Таким образом, результаты опытов с депривацией

контрастируют с опытами по перестройке, поскольку в последнем случае последствия экспериментальных воздействий относительно постоянны и предсказуемы. Однако в обоих случаях функции восстанавливаются примерно одинаково быстро [991].

Такие результаты можно интерпретировать, прибегнув к представлению о «схеме тела», разработанному Хедом [966], под которой понимается интеграция предшествующего восприятия и воспоминаний о связях между частями тела и об их связях с внешним миром [1874]. Можно предположить, что возможности организации своих действий во внешней среде определяются в соответствии с такой «схемой». В экспериментах по перестройке, описанных выше, новое сенсорное поле изометрично старому, но сдвинуто вдоль одной или нескольких пространственных осей. Приспособление происходит в данном случае в результате модификации «схемы тела», что позволяет нормально действовать в новых условиях. Однако в случае депривации упорядоченность поступающей на сенсорные входы стимуляции уменьшается и организм воспринимает более или менее недифференцированную и однородную среду. Вероятно, упорядоченность сенсорной стимуляции важнее, чем просто ослабление ее интенсивности; об этом говорит тот факт, что диффузное освещение, отсутствие освещения и вспышки света со случайными интервалами вызывают одинаковые перцептивные нарушения. Поскольку нельзя предположить, что схема забывается за несколько часов депривации, указанные нарушения могут быть также следствием неизбежно безуспешных попыток приспособить «схему тела» к новым условиям [745].

Используя теорию систем управления, Хелд [985, 991] предпринял попытку модифицировать модель фон Хольста — Миттельштедта (рис. 164) таким образом, чтобы можно было объяснить описанные выше эксперименты. В модели Хелда, кроме схемы реафферентации, вводится «узел хранения корреляций», в котором сохраняются следы предыдущих комбинаций совпадающих эфферентных и реафферентных сигналов. Разряд эфферентной системы должен, согласно этой модифицированной модели, извлекать из «узла хранения корреляций» комбинации с идентичной эфферентной частью и активировать след соответствующего реафферентного сигнала. Такой след отсылается в компаратор для сравнения с поступающим в данный момент реафферентным сигналом. В зависимости от результатов сравнения определяется восприятие и (или) дальнейшее действие. Эта схема имеет формальное сходство с представлениями Толмена [2415].

В случае перестройки поступление любого эффекторного разряда может извлечь из узла хранения не одну, а несколько описанных выше комбинаций.

Поскольку подгонка все же происходит, выбор определяется, вероятно, тем, давно ли хранится в соответствующем узле данная комбинация. При непрерывной перестройке выбор старых комбинаций постепенно прекращается. Однако в условиях рассогласования или депривации из узла хранения могут быть извлечены различные рав-

невозможные комбинации. В результате в компаратор может быть послан любой из многих возможных реафферентных сигналов и полученный результат не даст окончательного ответа. Таким образом, модель объясняет: 1) возможность приспособления в условиях стабильной адаптации; 2) невозможность перестройки в неустойчивых условиях или в случае депривации; 3) необходимость обратной афферентации для осуществления подгонки (см. также [996]).

Происходит ли приспособление в экспериментах с адаптацией только в результате образования новых корреляций между движениями и их результатами, пока не совсем ясно. Некоторые авторы (см.,

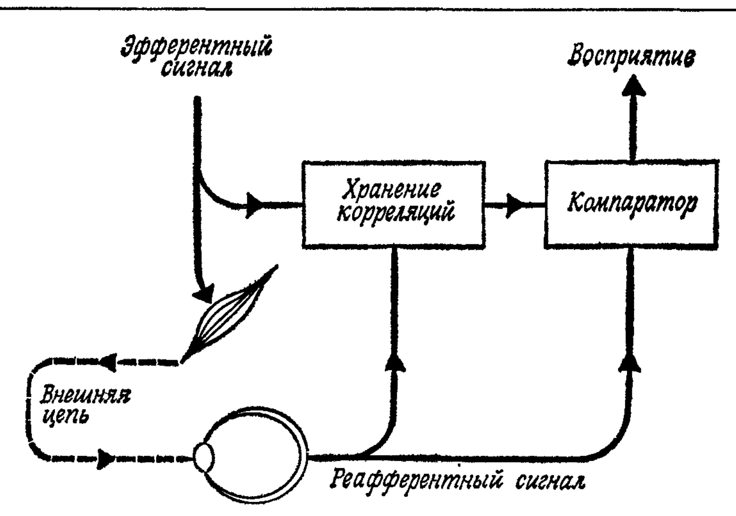


Рис. 164. Схема, описывающая процессы, которые, согласно Хелду и Хейну [985], лежат в основе раннего постнатального развития, перестройки, рассогласования и депривации.

например, [934]) утверждают, что адаптация к смещению поля зрения, вызванному призматическими очками, происходит в результате изменения «ощущаемого положения» частей тела относительно друг друга. Эта точка зрения основывается на том наблюдении, что при оптически смещенном положении руки человек делает неправильные движения не только в направлении видимой цели, но и при указании на невидимые, такие, например, как источник звука или направление «вперед». Считается, что при этом адаптация наступает в результате изменения проприоцепции, опосредующей «ощущаемое положение» протянутой руки. С этой точки зрения смещение при указании на видимый или невидимый предмет должно иметь одинаковую величину. Однако Эфстафиу и др. [627] обнаружили, что смещение больше, когда испытуемый дотягивается до видимой цели, чем когда он дотрагивается до другой руки; смещение не обнаруживается, когда

адаптированная рука возвращается в положение, в котором она уже была. Авторы предположили, что существуют два независимых способа указания направления: один основан на сравнении движений руки с направлением головы относительно цели (см. разд. 7.3), а другой зависит от «ощущаемого положения» руки. Они считают, что первая реакция подвержена адаптации, а вторая — нет и ограничивает смещение, вызванное первой реакцией.

Кравитц и Валлах [1407] обнаружили, что адаптация происходит и в том случае, когда испытуемый может видеть через смещающие призмы свои руки на вибрационном стенде, не выполняя при этом никаких активных движений. Это также позволяет предположить, что самопроизвольные движения не имеют особого значения; авторы считают, что как в случае активных движений, так и в случае вибраций неподвижной руки результат один — увеличивается проприоцептивная стимуляция. Эти эксперименты показали, что самопроизвольные движения могут быть не единственным способом адаптации к пространственым искажениям, тогда как данные Хелда говорят об их первостепенном значении (см. также [1086, 2525]).

В основном эти эксперименты проводились на людях, и мало что известно о том, в какой мере такая адаптация возможна у взрослых особей других высших позвоночных. Очень может быть, что для большинства животных блок хранения корреляций вовсе не обязателен: бо́льшая часть известных данных по беспозвоночным (см., например, [1756, 2552]) и низшим позвоночным (см., например, [2261, 2263, 2264]) свидетельствует о том, что после реорганизации сенсо-моторных систем имеет место незначительная перестройка (см. разд. 20.1). Однако у некоторых рыб наблюдается постепенное приспособление к искажениям сенсорного входа при ориентации по силе тяжести и световым раздражителям [1117]; у других рыб по мере роста отмечается постепенное изменение ориентации, что может быть вызвано постепенным совершенствованием системы обратной связи при восприятии силы тяжести ([318; см. также разд. 7.3). Судя по изменениям, отмечаемым при выращивании млекопитающих в условиях сенсорной депривации, у многих видов сенсо-моторная координация зависит от опыта в раннем возрасте; таким образом, у взрослых животных адаптация может, по-видимому, проходить так же, как и у человека.

20.9. СВЯЗЬ МЕЖДУ ВОСПРИЯТИЕМ ФОРМЫ И ОРИЕНТАЦИЕЙ В ПРОСТРАНСТВЕ

Сопоставление некоторых данных, о которых говорилось в предшествующих разделах, дало толчок исследованиям развития перцепции. Мы видели, что у животных, не имеющих зрительного опыта, имеются по крайней мере некоторые физиологические механизмы восприятия формы (см. разд. 20.2). Элементы восприятия формы имеются, видимо, уже у новорожденных приматов, а определенную способность к распознаванию формы можно обнаружить у кошек, не имею-

щих зрительного опыта, при условии, что для этой цели не используются реакции, контролируемые зрением. Однако если распознавание включает выполнение контролируемых зрением реакций, то развитие нормальной способности к различению формы замедляется (см. разд. 20.2). Для развития зрительно-двигательной координации, необходимой при выполнении таких реакций, существенна, по-видимому, вызываемая ими обратная связь. Кроме того, развитие зрительно-двигательной координации происходит на нескольких уровнях: вид движущейся конечности необходим для координации системы глаз — конечность, тогда как зрительное восприятие результатов перемещения всего тела необходимо для точной ориентации головы и корпуса относительно воспринимаемых объектов (разд. 20.2 и 20.8). Если видеть движущуюся конечность только одним глазом, то происходит диссоциация функций — только через этот глаз можно осуществлять управление ее движением, даже если контроль над ориентацией головы и тела способны осуществлять оба глаза (разд. 20.5, 20.6 и 20.8).

Хелд [992] на основании вышесказанного подчеркивает различия между анализирующей системой, которая абстрагирует свойства, инвариантные в широком диапазоне размеров и искажений, причем в этой системе относительные и неметрические свойства объектов оказываются более важными, чем метрические, и системой ориентации, зависящей от метрических свойств пространства и необходимой для выполнения манипуляций и передвижения в пространстве. Развитие системы ориентации зависит от обратной связи в результате реакции, тогда как развитие анализирующей системы от этого не зависит.

Однако, как считает Хелд, эти системы взаимодействуют. В экспериментах по перестройке у человека изменяются либо опосредуемые с помощью зрения двигательные реакции, либо кажущаяся ориентация целей относительно тела. Можно сказать, что при этом изменяется восприятие направлений, осуществляемое через определенный набор точек сетчатки. Если же восприятие разных направлений изменяется неодинаково, то будет происходить искажение восприятия формы. Например, клиновидные призмы искажают изображение таким образом, что из-за различной рефракции лучей света с разными углами падения прямые линии воспринимаются как изогнутые. Было показано, что испытуемый адаптируется к вызванным таким образом смещениям положения объектов, тогда как адаптации к кажущейся кривизне линий и искажению углов не происходит. Хелд считает, что ограниченная адаптация к искажениям формы является результатом взаимодействия между системой ориентации, которая адаптируется, и анализирующей системой, которая не подвержена адаптации.

Такое различие между способностью идентифицировать раздражители и ориентироваться относительно них в пространстве было недавно продемонстрировано сразу тремя авторами. Ингл [1229] об-

наружил, что у серебристого карася форма предметов может восприниматься как эквивалентная или неэквивалентная в зависимости от направления раздражителя; это позволяет предположить, что нейронное кодирование направления может базироваться либо на форме, либо на положении объекта. Шнейдер [2133] обнаружил, что у хомяков в осуществлении сенсо-моторного контроля зрительно-двигательной ориентации принимают участие верхние бугорки четверохолмия, тогда как реакции распознавания в гораздо большей степени зависят от зрительной коры. Четверохолмие необходимо только в тех случаях, когда элементом реакции распознавания является зрительно направляемая ориентация. Наконец, Треварсен [2423] обнаружил, что зрение приматов включает два параллельных процесса, в основе которых лежат анатомически различные механизмы: при помощи одного из них поступает информация о пространстве вокруг тела, а при помощи второго осуществляется детальное исследование малых областей пространства. Работы этих четырех авторов, по-видимому, прокладывают новый путь в исследовании перцептивных механизмов и развития перцепции.

20.10. МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

Отметим в заключение, что роль раннего опыта в развитии перцептивных способностей у высших и низших позвоночных, как мы видели, весьма различна. У низших позвоночных многие типы ориентации в зрительном пространстве объясняются, вероятно, созреванием нервных связей, хотя для функционирования сетчатки в некоторых случаях необходима предварительная стимуляция светом. У высших позвоночных значительное воздействие на развитие восприятия оказывает не только ранний, но и текущий опыт: в каждый данный момент восприятиэ является результатом многих и разнообразных эффектов, вызванных отдаленным и непосредственным опытом. У низших и высших позвоночных процессы роста и созревания нервных связей, вероятно, принципиально схожи, поэтому неясно, чем объясняются причинные и функциональные различия в пластичности.

20.11. ВЫВОДЫ

1. Ориентация зрительно-двигательных реакций у низших позвоночных зависит от упорядоченных связей между сетчаткой и мозгом. После перерезки зрительного тракта, переворачивания сетчатки и последующей регенерации зрительных путей зрительно-двигательные реакции саламандр соответствуют не реальному положению раздражителя в пространстве, а стимулируемой точке сетчатки. Это указывает на то, что восстановление связей между глазом и мозгом происходит в соответствии с топографической структурой, существующей до операции. Предполагается, что между соответствующими нейронами существует определенное химическое сродство. Аналогичные

результаты были получены в отношении других реакций и других сенсорных модальностей.

2. У цыплят зрительный опыт не играет существенной роли для развития пространственного восприятия, на что указывают опыты, в которых оценивалась точность клевания и поведения на «зрительном обрыве». У котят и в еще большей степени у приматов восприятие расстояния зависит от зрительного опыта. У млекопитающих, не получивших предварительного зрительного опыта, имеется некоторая способность к распознаванию формы, которая развивается с опытом.

3. Обогащение среды в раннем возрасте влияет впоследствии на способность крыс решать задачи на распознавание формы и обучение в лабиринте. «Перцептивное обучение», при посредстве которого осуществляется влияние раннего опыта на последующие способности к зрительному различению, не зависит от условного подкрепления.

4. Обсуждается роль опыта в развитии стимульного контроля.

5. Эквивалентность восприятия через оба глаза у кошек и шимпанзе зависит, а у утят не зависит от соответствующего опыта.

6. Обсуждается роль бинокулярного зрения в развитии зрительной системы у котят.

7. В развитии кинестетического восприятия у шимпанзе играет роль опыт.

8. Опыт, необходимый котятам и обезьянам для развития зрительно-двигательной координации, заключается не просто в формировании связей типа S—S, но требует активных действий животного. Для обучения больше подходит формула S—R—S. У человека восприятие пространства можно нарушить, применяя самые различные методы, нарушающие обратную связь от самопроизвольных движений. Результаты таких опытов можно описать с помощью модифицированной модели реафферентации фон Хольста и Миттельштедта.

9. Рассмотрены некоторые связи между восприятием и ориентацией в пространстве.

ГЛАВА 21

РАЗВИТИЕ СВЯЗЕЙ СТИМУЛ — РЕАКЦИЯ

Хотя некоторые реакции можно вызвать самыми разнообразными раздражителями, а другие—весьма специфичными, но в каждом случае можно достаточно точно выявить, какие именно из них эффективны (гл. 4). У позвоночных соотношение между раздражителем и реакцией сильно зависит от предшествующего опыта. Подробное обсуждение процессов обучения выходит за рамки этой книги, поэтому мы займется главным образом теми соотношениями раздражитель — реакция, в которых обучение первоначально играет незначительную роль, а также вопросом о том, каким образом из них развиваются соотношения, наблюдаемые у взрослых животных.

21.1. АДЕКВАТНАЯ РЕАКТИВНОСТЬ, НЕ ЗАВИСЯЩАЯ ОТ СООТВЕТСТВУЮЩЕГО ОПЫТА

Прежде всего следует обратить внимание на то, что во многих случаях животное адекватно реагирует на раздражитель с первого же предъявления. Если, например, птенцы большой синицы, выращенные человеком в полной изоляции от особей своего вида, услышат на 12-й день жизни резкий свист, которым взрослая большая синица предупреждает о приближении пернатого хищника, они сразу же сожмутся и затаятся [153]; другие звуковые сигналы приблизительно такой же интенсивности не вызывают этой реакции. Если зяблику в возрасте 30 дней впервые в жизни показать сову, то он сразу же начнет ее «окрикивать» [1043].

Аналогичные результаты получены и для раздражителей других модальностей. Например, у змеи *Thamnophis sirtalis* в двухдневном возрасте реакцию нападения вызывают химические экстракты только из тех организмов, которые обычно служат ей пищей, а на экстракты из других организмов она не реагирует. Когда сравнивали поведение различных видов змей при первой кормежке (т. е. в возрасте от 3 до 7 дней), то каждая из них предпочтительно реагировала на экстракт из кожи тех мелких млекопитающих, которые обычно служат пищей особям ее вида [378, 379].

Подобное поведение наблюдается не только у очень молодых особей. Приведем далеко не единственный пример: известно, что красная окраска грудки самца зяблика играет важную роль во время внутривидовых драк. Самки, у которых естественная окраска грудки серо-коричневая, подчиняются самкам, грудку которых окраси-

ли в красноватый цвет. Превосходство самок с выкрашенной грудкой признают даже те самки, которых выращивали изолированно от самцов; следовательно, подобное поведение не могло сформироваться в результате опыта общения между особями [1647] (см. также [493]).

Сказав, что в таких случаях адекватные реакции имеют «неприобретенный» характер, мы, конечно, не даем полного объяснения развитию поведения. Эти наблюдения просто ограничивают проблему, показывая, что предварительный опыт в определенной ситуации не имеет значения для возникновения адекватной реакции.

21.2. О СТЕПЕНИ ПЕРВОНАЧАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЭФФЕКТИВНЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

В некоторых случаях определенный встречающийся в природе объект не только вызывает адекватную реакцию при первом же предъявлении, но, как показывают эксперименты, эта реакция обладает известной специфичностью. Например, птенцы выводковых птиц обычно с первого же раза начинают клевать предлагаемую им пищу, и, хотя они клюют также и всякие другие предметы, их реактивность, несомненно, избирательна. Хесс [1028] подсчитывал, с какой частотой молодые цыплята и утята клевали окрашенные в разные цвета палочки хрустящего картофеля. Хотя у них не было никакого предшествующего зрительного опыта и они не получали подкрепления, некоторым палочкам явно отдавалось предпочтение перед другими. Такое предпочтение связано скорее не с отражательной способностью поверхности или чистотой тона, а с длиной волны; цыплята предпочитали цвета в оранжевой и синей областях спектра, а утята — в зеленой (рис. 165). Для каждого вида, таким образом, была характерна дифференциальная чувствительность к цвету. Аналогичные исследования на других видах птиц позволили предположить, что их можно разбить по этому признаку на следующие три группы: 1) кривая предпочтения имеет две вершины — в синей и красной областях спектра (как у цыплят); 2) предпочитаются желто-зеленые (как у утят); 3) не наблюдается никакого цветового предпочтения [900]. Как мы уже видели (см. разд 20.4), подобная дифференциальная реактивность может зависеть от условий выращивания, но межвидовые различия наблюдаются и в том случае, когда эти условия одинаковы; возможно, она является результатом естественного отбора, действующего на процессы развития в обычном для данного вида местообитании.

Кроме цветового предпочтения, у цыплят домашних кур наблюдается предпочтение к трехмерным объектам — полусферу они клюют чаще, чем плоские кружки. Это можно было бы объяснить неравномерной освещенностью поверхности, однако подобное предпочтение наблюдалось и у цыплят, выращенных в условиях, когда свет поступал снизу. Следовательно, такое поведение не зависит от опыта, приобретенного при нормальных условиях освещения [519].

Хотя признаки раздражителей, которые обусловливают данную реакцию, таким образом, ограниченны, важно подчеркнуть, что для животного, не имеющего опыта, их диапазон часто бывает шире, чем для опытного. Видоспецифичную реакцию схватывания добычи у шпорцевой лягушки *(Xenopus laevis)*, только что завершившей метаморфоз, легко можно вызвать даже струей воды, направленной сбоку, или движущимся пятнышком света [638]. Аналогичным образом, когда птенцы воробьиных впервые открывают глаза, они «выпрашивают» корм у самых разнообразных предметов, включая

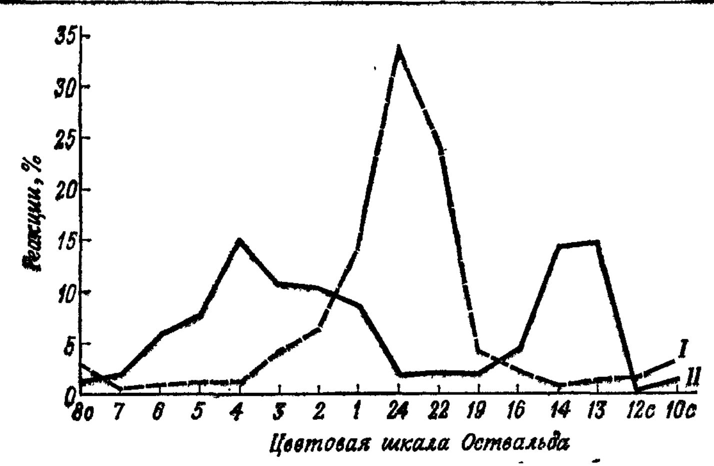


Рис. 165. Общее число клевков в палочки каждого из 16 цветов (в % от общего числа клевков) у утят *(I)* и цыплят *(II)* [1028].

шпатель и пинцет. Тинберген и Куенен, исследуя реакцию выпрашивания у птенцов дрозда (см. разд. 4.1), пытались выделить те конкретные аспекты раздражителя, которые существенны для вызывания реакции. Спустя несколько дней реакцию вызывает уже только тот предмет, к которому птица привыкла (см. также [2109]). Многие стереотипы, характерные для репродуктивного поведения, проявляются в хаотическом виде у птенцов в возрасте нескольких недель в ответ на такие раздражения, которые были бы совершенно неадекватны для взрослой птицы (личное наблюдение).

Точно так же у ребенка одни и те же реакции первоначально можно вызвать разнообразными раздражителями. Аренс [13] исследовал появление у ребенка улыбки. После начальной стадии, когда ребенок улыбается «спонтанно», любая маска и просто две черные точки на белом овале вызывают у него улыбку столь же эффективно, как и лицо человека. Еще позднее становится необходимым, чтобы на маске были нарисованы брови, рот и другие детали, а затем маски окончательно перестают действовать и улыбку вызывает только челове-

ческое лицо. К середине первого года только одно-два знакомых лица, таких, как лицо матери, способны вызвать улыбку, но когда ребенок становится несколько старше, диапазон лиц, которым он улыбается, вновь расширяется [27]. Сходные результаты получены при исследовании реакции сосания у котят. Вплоть до 4-го дня котенок сосет любую лактирующую самку, но к 6-му дню (если он, конечно, не слишком голоден) сосет только свою мать. Однако после 20—25 дней котенок снова соглашается сосать чужих кошек (Розенблатт — личное сообщение).

Часто бывает нелегко определить, почему молодые животные одинаково реагируют на различные раздражители, предъявляемые к тому же в различных условиях: вследствие ли неспособности различать их (т. е. из-за слабого развития сенсорно-перцептивного аппарата), неспецифичности раздражителей, вызывающих данную реакцию, или же из-за того, что реакция вызывается какими-то общими признаками этих раздражителей, в остальном различных. Это явление во многом сходно с «генерализацией раздражителей». При выработке условных рефлексов животное, обученное реагировать на какой-то один раздражитель, реагирует и на другие, близкие к нему раздражители. Реакция на них тем слабее, чем сильнее они отличаются от раздражителя, на который вырабатывалась реакция; таким образом, вокруг исходного раздражителя образуется «градиент генерализации» (см. разд. 20.4). При выработке как классического, так и инструментального условных рефлексов обучение может состоять из самых разнообразных процедур дифференцировки [471]. Хотя термин «генерализация раздражителя» принято употреблять по отношению к экспериментам по выработке условных рефлексов (см., например, [1038]), различие здесь, по-видимому, только в том, что при выработке условных рефлексов раздражитель вначале бывает неэффективным.

Наряду с предположением, что разнообразие раздражителей, вызывающих данную реакцию у молодых животных, лишь кажущееся, а на самом деле реакция возникает в ответ на общие для этих раздражителей признаки, Шнейрла [2141, 2142] высказал гипотезу, что для многих реакций молодых организмов существенное значение имеют не качественные, а количественые характеристики раздражителя. Животные стремятся приблизиться всем телом или какой-то частью к источникам слабого, регулярного и ограниченного по диапазону раздражения и отстраняться от источников раздражения интенсивного, нерегулярного и изменяющегося в широком диапазоне. С этой точки зрения раздражитель, интенсивность которого возрастает начиная от нулевого уровня, сначала может побудить животное приблизиться вплотную, однако после того, как интенсивность достигнет определенной величины, животное, вероятнее всего, начнет отступать. Важным аспектом раздражителя является, таким образом, его количественная характеристика, а качественные различия приобретают значение только позднее.

С таких позиций становятся понятны некоторые данные о раздражителях, вызывающих реакцию клевания у цыплят, поскольку многие их признаки (помимо окраски, см. выше), важные для возбуждения реакции, носят прежде всего количественный характер. Например, Ренгольд и Хесс [1997] показали, что большое значение имеет яркость отражающей поверхности. Некоторые исследователи [652, 682] (но не все [499]) обнаружили, что округлые предметы более эффективно вызывают клевание, чем предметы другой формы; дифференциальная реактивность сохраняется даже в том случае, когда клевание не подкрепляется. Поскольку известно, что округлые предметы обладают особой привлекательностью для самых различных позвоночных, их эффективность может быть связана не с какими-то особыми качественными характеристиками, а с объемом зрительной стимуляции [2142]. Кроме того, как уже было показано (см. гл. 5), Шнейрла, исходя из тех же предположений, объяснил, почему различные признаки раздражителей вызывают, как это обнаружили Тинберген и Пердек [2406], реакцию клевания у молодых чаек (см. разд. 4.1): их эффективность связана с интенсивностью создаваемой ими стимуляции. Картьюс [499] отметил, однако, что чибисы *(Vanellus vanellus)*, недавно вылупившиеся из яйца, а также цыплята и индюшата, когда они клюют модели, обнаруживают предпочтение к размерам, связанное с величиной их клювов,— результат, который, видимо, не так легко объяснить на основании количественных различий.

Реакцией на количественные характеристики раздражителя можно объяснить и некоторые другие стороны поведения цыплят. Например, хотя недавно вылупившиеся цыплята предпочитают реагировать на крики своих сородичей [829, 831], их привлекают самые разнообразные ритмично повторяющиеся звуки ([457]; см. также [1411]), а также движущиеся объекты разной сложности и конфигурации (см., например, [2233]). Отступление и крики тревоги вызываются у них широким диапазоном интенсивных раздражителей разных модальностей, в том числе и температурных [453, 1411, 2096]. Шнейрла считает, что эффективность, с которой темный движущийся над головой предмет вызывает реакцию бегства у выводковых птиц, объясняется не какой-то характерной его формой [1818, 2121, 2388], а резким изменением раздражения сетчатки (см. также разд. 21.4 и [1626, 1699]).

Количественные характеристики, вероятно, играют важную роль и для других видов. Например, многие амфибии, в том числе жаба *Bufo bufo*, при виде мелких предметов выбрасывает язык, при виде более крупных делает выпад вперед всем телом, однако еще более крупные предметы вызывают отступление [631].

Хотя Шнейрла имел в виду молодых животных, сходные примеры можно привести и для взрослых. Например, Биб-Центер и др. [213] обнаружили, что крысы предпочитают чистой воде раствор сахарина, если его концентрация лишь слегка превышает порого-

вое значение, при высоких же концентрациях предпочтение отдается воде (см. также [2523]). Аналогично Уоррен [2505] отметил, что мыши, лишенные питья, отдают предпочтение слабым растворам октаацетата сахарозы в воде (горькой на вкус человека), но избегают более высоких концентраций.

На основании таких примеров Шнейрла высказал предположение, что механизмы, связанные с реакцией приближения у молодых организмов, зависят от системы, активируемой слабым сенсорным входом и вовлекающей как центральную, так и вегетативную нервную систему. Длительная «тоническая» активность этих систем лежит в основе нормального функционирования. Во время пренатального и раннего постнатального развития при встрече со слабыми раздражителями система получает кратковременное дополнительное возбуждение, и на это следует «фазическая» реакция. Эта фазическая реакция носит такой же характер, как и тоническая, и при повторении фазические реакции оказываются связанными с тоническим фоном. Таким образом, на ранней стадии развития нервные механизмы, лежащие в основе реакции приближения, попадают под контроль слабой механической и зрительной импульсации. Посредством тактильно-проприоцептивных и других механизмов обратной связи развиваются такие фазические реакции приближения, как поворот к объекту раздражения и движения головой вперед. При вылуплении из яйца или рождении контроль переходит к зрительным или другим экстерорецепторам в результате распространения нервных импульсов от этих впервые подвергшихся возбуждению сенсорных систем; таким образом, реакция приближения возникает в ответ на широкий диапазон внешних раздражителей, эквивалентных по количеству посылаемой на вход информации. Например, у зародыша цыпленка движения головы вперед первоначально вызываются слабой тактильной стимуляцией, а впоследствии контролируются зрительно; с точки зрения Шнейрлы, это является результатом одинаковых количественных характеристик двух видов стимуляции. На этой стадии в результате действия обратной связи движения приближения становятся фазическими, а дальнейший опыт ведет к дифференциации раздражителей и специализации реакций.

Шнейрла считает, что система, контролирующая реакцию отступления и возбуждаемая интенсивной стимуляцией, не имеет тонической основы, поскольку по своей природе она прерывает текущую активность. Возбуждение системы отступления порождает только фазическую реакцию, хотя она тоже может оказаться связанной с тонической основой, поскольку реакции обычно вызываются не количественными, а скорее качественными признаками раздражителей. Система отступления, возбуждаемая сильной стимуляцией, возникает позднее, чем система приближения; это, по-видимому, объясняется тем, что сильная стимуляция встречается не так уж часто.

Остается проверить, до какой степени справедливы обобщения Шнейрлы. Его подход немедленно порождает ряд методологических

проблем, поскольку не ясно, как сравнивать силу двух раздражителей, которые оцениваются по различным параметрам. Кроме того, даже в тех случаях, когда количественные аспекты стимуляции, по-видимому, играют важную роль, одни раздражители вызывают тем не менее одну реакцию, а другие — другую. Даже среди приведенных Шнейрлой примеров во многих случаях качественные различия, видимо, не менее важны, чем количественные. К тому же генерализация раздражителей разных модальностей по признаку сходства количественных аспектов стимуляции, по-видимому, маловероятна и до сих пор не получила достаточного экспериментального подтверждения. Но теоретические разработки Шнейрлы, несомненно, активизируют исследования развития соотношений между раздражителем и реакцией в раннем возрасте, которыми до последнего времени пренебрегали, а также послужат толчком для пополнения данных по этому вопросу, еще весьма скудных.

21.3. РАСШИРЕНИЕ ДИАПАЗОНА ЭФФЕКТИВНЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Можно с достаточным основанием утверждать, что воспроизведение реакции, во всяком случае у позвоночных, всегда сопровождается изменением диапазона раздражителей, эффективных для данной реакции. В этом участвуют многие процессы, но мы рассмотрим в первую очередь те из них, которые приводят к расширению диапазона раздражителей, способных вызвать данную реакцию.

В большинстве случаев расширение диапазона эффективных раздражителей состоит в том, что раздражители, предъявляемые одновременно с теми, которые способны вызывать реакцию, сами приобретают это свойство. Например, весьма грубая модель совы вызывает более сильную реакцию окрикивания у тех зябликов, которым прежде предъявляли более эффективную модель [1043], а после ряда попыток к спариванию с чучелом самки в позе выпрашивания самец зяблика начинает делать садки и на чучело самца, которое обычно не вызывает таких реакций [1055]. В каждом из этих случаев, очевидно, происходит выработка условной реакции на дополнительные раздражители, присутствовавшие в экспериментальных ситуациях.

Нормальное пищевое поведение каракатицы *Sepia* зависит, по-видимому, от выработки таких условных рефлексов. Только что вылупившаяся из яйца каракатица сразу начинает нападать на мизид — мелких ракообразных, которые, вероятно, составляют их обычную пищу. Если предоставить каракатице такую возможность, латентный период последующих нападений независимо от того, подкрепляются они или нет, уменьшается и одновременно увеличивается вероятность нападения на самые различные движущиеся объекты, которые прежде вообще не вызывали этой реакции или вызывали ее лишь в редких случаях. Таким образом, каракатица, которая уже несколько раз нападала на мизид, гораздо *менее* разборчива, чем животное,

нападающее впервые. Это явление, однако, носит временный характер, и позднее животные обучаются не нападать на объекты, которые не обеспечивают пищевого подкрепления [2548, 2551]. Аналогичным образом хорек совершает нападение на неподвижную крысу только после соответствующего опыта с подвижным животным [639]. Приведем еще более наглядный пример: самец сиамской бойцовой рыбки, угрожая сопернику, обычно растопыривает жаберные крышки, но эту же реакцию можно выработать в ответ на раздражение электрическим током [6] или светом [2364]. Точно так же поведение ухаживания у японского перепела *(Coturnix japonica)* можно выработать на звуковой раздражитель [687].

Такие случаи расширения диапазона эффективных раздражителей в результате выработки условных рефлексов ставят важные вопросы относительно выбора раздражителей. В ситуации, в которой животное реагирует на данный раздражитель, обычно имеется множество других раздражителей, которые по ассоциации могут приобрести способность вызывать реакцию. Все ли они связываются с исходным раздражителем, а если нет, то чем определяется выбор? Практически ассоциации образуются с очень многими компонентами комплексного раздражителя; поэтому чем большее число компонентов изменяется после выработки условной реакции, тем меньше вероятность того, что он сможет вызвать эту реакцию. Однако одни изменения уменьшают вероятность сильнее, а другие слабее, поэтому вопрос можно сформулировать так: чем объясняется более сильное влияние некоторых компонентов комплексного раздражителя на реакцию по сравнению с другими? Возможно, что более сильное влияние приобретают те аспекты комплексного раздражителя, на которые животное «обращает внимание»; впрочем Террес [2344] считает, что такой ответ просто прикрывает наше невежество.

Очевидно, важную роль играет здесь природа сенсорно-перцептивного аппарата животного и, как отмечалось в гл. 4 и 5, выбор раздражителей отчасти определяется этим фактором. О значении опыта для развития этого аппарата можно судить по экспериментам, описанным в гл. 20. Как и следовало ожидать, характер отбираемых раздражителей представляет собой в определенной степени видовой признак. Большинство сведений об этом получено в экспериментах, слегка отличающихся от приведенных выше: животных обучали различать два комплексных раздражителя, а затем проводили испытания, удаляя из этих раздражителей по одному компоненту. Так удалось определить, какие признаки выбирает животное. Показано, например, что обезьяны в первую очередь ориентируются на те признаки, которые можно исследовать с помощью осязания [2158], но важную роль для них играет также и окраска; что же касается крыс, то они отдают предпочтение зрительным признакам. Голуби при различении пользуются цветовыми признаками, не обращая внимания на наличие или отсутствие линии [471]. Конечно, никакими экспериментами нельзя показать, что любое различие по одному па-

раметру, как бы мало оно ни было, более эффективно, чем любое различие, как бы велико оно ни было, по другому параметру, к которому животное чувствительно. И все же такие опыты позволяют говорить о существовании видовых различий в выборе эффективных раздражителей.

В некоторых случаях степень эффективности тех или иных признаков раздражителя определяется стоящей перед животным задачей. Например, собак обучали выполнять инструментальные реакции при дифференцировании либо качества слухового раздражителя (метроном или звонок), либо направления источника звука (впереди или позади собаки). Когда задача заключалась в выполнении реакции правой или левой лапой (S_1—R_1; S_2—R_2), собаки обращали внимание исключительно на положение раздражителя и никак не могли обучиться реакции только по качеству звуковых сигналов. Когда же у них вырабатывалась дифференцировка «идти — не идти» (S_1—R_1; S_2 — нет R), они обычно ориентировались по качеству сигналов [590].

Помимо этого, как обнаружил Лешли [1458], избирательность может определяться индивидуальными особенностями. Недавно это было продемонстрировано в опытах Рейнольдса [1993]. У двух голубей реакция подкреплялась при клевании в присутствии белого треугольника на красном фоне и не подкреплялась при белом круге на зеленом фоне. Затем реакцию угашали при предъявлении каждого компонента комплексного раздражителя по отдельности. Поскольку ни одна из птиц не реагировала ни на белый круг, ни на зеленый фон, оба элемента этого раздражителя должны были связываться с невыполнением реакции. Оказалось, что одна птица клевала только в присутствии белого треугольника, а другая — только при красном фоне. Таким образом, клевание у них ассоциировалось с различными компонентами раздражителя (рис. 166).

Хотя расширение диапазона эффективных раздражителей, несомненно, происходит чаще всего в результате образования условных рефлексов, иногда оно не имеет значения. В таких случаях воспроизведение реакции облегчает впоследствии ее воспроизведение в такой ситуации, которая, казалось бы, не имееет ничего общего с ситуацией, в которой она возникла первоначально. Этот процесс иногда называют «затравкой». Примером могут служить уже неоднократно упоминавшиеся исследования материнского поведения мышей [1862—1865]. Не имеющие материнского опыта взрослые самки выполняют соответствующие реакции (подтаскивание, вылизывание), если им дать живого однодневного детеныша, однако на более слабые раздражители от однодневного утопленного мышонка они реагируют менее активно. Имеются убедительные доказательства, что причиной такого различия являются ультразвуковые крики, которые издают живые мышата. Однако после предъявления живого мышонка реактивность на утопленного резко возрастает, причем спустя несколько дней после предъявления этот эффект остается столь

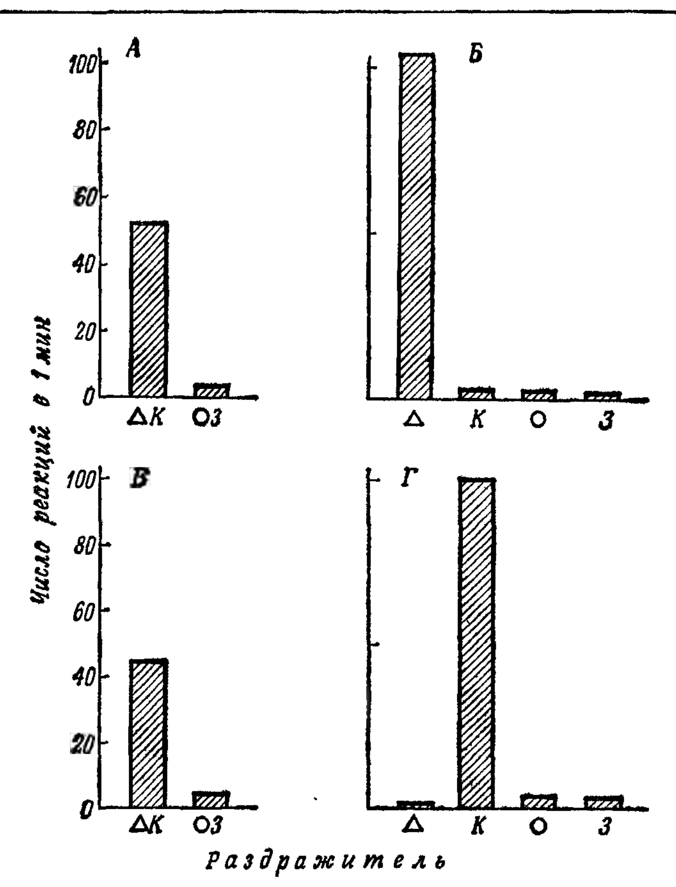


Рис. 166. Частота реакции голубей на сложный раздражитель и на элементы сложного раздражителя [1993].

Во время выработки различения (*А* и *В*) положительным раздражителем служил белый треугольник на красном фоне (Δ*К*), а отрицательным — белый круг на зеленом фоне (○*З*). Во время угашения (*В* и *Г*; 52 и 69 мин на раздражитель соответственно) составные элементы предъявлялись поодиночке в случайном порядке.

же сильным, как и спустя две минуты. Усиление реакции подтаскивания не зависит от полного воспроизведения реакции во время первоначального теста с живым детенышем: если живого детеныша поместить прямо в гнездо неопытной самки, так что ей не нужно его подтаскивать, то после этого она все же будет подтаскивать мертвого мышонка более энергично, чем мыши, не имевшие предварительного контакта с живым детенышем. Кроме того, Нуаро (в печати) показал, что для усиления последующей реактивности на мертвого детеныша достаточно одних лишь слуховых (и, может быть, обонятельных) раздражителей. В этом опыте взрослые самки при первоначаль-

ном предъявлении не имели возможности ни подтаскивать, ни лизать детенышей, ни принимать положение для кормления; по-видимому, общими для обеих ситуаций были только обонятельные раздражители (см. разд. 13.8).

21.4. СУЖЕНИЕ ДИАПАЗОНА ЭФФЕКТИВНЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Хотя многие видоспецифичные реакции сначала можно вызвать широким диапазоном раздражителей (или просто такими компонентами раздражителей, которые свойственны самым различным объектам), в процессе развития диапазон эффективных раздражителей сужается [1243]. Часто этот процесс протекает очень быстро. Только что вылупившиеся птенцы выводковых птиц клюют любое контрастирующее с фоном пятнышко (хотя у них и наблюдаются определенные предпочтения; см. выше), однако они быстро обучаются клевать только те объекты, которые потенциально могли бы служить пищей (см., например, [900]). Аналогичным образом реакцию раскрывания клюва у птенцов дрозда первоначально вызывает очень широкий диапазон звуковых раздражителей, но в результате обучения он сужается до такой степени, что в естественных условиях птенцы начинают реагировать только на призыв матери к кормлению [1709]. Чанц [2430, 2431] показал, что птенцы кайры (*Uria aalge*) обучаются избирательно реагировать на крики родителей в течение нескольких первых дней жизни, а Слайден [2228] описал, как родители вызывали молодого пингвина (*Pygoscelis adeliae*) из стаи во много тысяч птиц.

Сужение диапазона эффективных раздражителей, по всей вероятности, начинается при первом же выполнении реакции, но это не означает, что это сужение происходит лишь на ранних стадиях жизни. Самцы первогодки краснокрылого трупиала *Agelaius phoeniceus* пытаются спариваться с моделями птиц самых разных видов, однако более взрослые самцы пытаются спариваться только с чучелом самки своего вида [1860].

Дилгер [587] показал, что некоторые попугайчики (род *Agapornis*), вырастившие однажды собственное потомство, не будут выращивать птенцов других видов, у которых пушок имеет другую окраску. Но если подменить первую кладку самки яйцами птиц другого вида, то она в дальнейшем будет выращивать птенцов только того вида, к которому принадлежали приемыши. Мирберг [1830] обнаружил, что так же обстоит дело у некоторых цихлидовых рыб, обучающихся распознавать мальков своего вида. Однако Гринберг [857, 858] относится к этим выводам с сомнением: он подчеркнул, что в таких опытах важно соответствие между стадией родительского цикла приемных родителей и стадией развития приемышей. По его мнению, реактивность родителей на каждой стадии цикла приурочена к определенным стадиям развития молодых животных. Мирберг [1831] не согласился с этой критикой, хотя и признал, что по мере развития дете-

ныша роль основной сенсорной модальности, при помощи которой животные распознают своего детеныша, переходит от обоняния к зрению.

Таким образом, усиление избирательности по отношению к раздражителям—явление обычное. С какими же процессами оно связано? Во многих случаях важную роль играет привыкание. Если какие-то раздражители, первоначально адекватные, в результате многократного предъявления утрачивают эффективность, другие раздражители могут оставаться эффективными. Первоначально реакцию бегства у выводковых птиц, возникающую при виде пернатого хищника, могут вызывать самые разнообразные раздражители, хотя большое значение имеет соотношение между их размером и скоростью движения, а также резкое увеличение кажущегося размера, характерное для пикирующей птицы [1626, 1818]. Позднее фигуры, которые птица видит достаточно часто, утрачивают эффективность. Ранее обнаруженный факт, что индюшата по-разному реагируют на модель в форме ястреба (рис. 19) и в форме гуся (см., например, [2388]), объясняется, видимо, привыканием к гусям до эксперимента [2121][1].

Привыкание может наступить не только вследствие неадекватности внешнего раздражителя, но и потому, что организм в силу возрастных изменений или сложившихся условий при первом предъявлении раздражителя не в состоянии правильно на него отреагировать. Например, Дененберг и др. [553] обнаружили, что большинство крыс определенной линии будут убивать мышей, если им впервые предъявить их в зрелом возрасте. Однако, если крыс этой же линии выращивать вместе с мышами в возрасте от 21 до 57 дней, они впоследствии их убивать не будут. Аналогичные данные получил ранее на многих видах Куо (см. обзор [1427]); например, кошки, выращенные вместе с крысами, привыкают к ним и не убивают.

Известно также, что привыкание может наступить в результате «избыточного предъявления» адекватного раздражителя. Именно это происходит, когда животным предъявляют какой-либо вызывающий страх раздражитель и лишают их возможности скрыться от него; впрочем, такая ситуация может вызвать и другие последствия. Другой пример приведен Нуаро [1862], исследовавшим материнское поведение мышей. Во время теста с мышатами самки, имевшие собственное потомство, реагировали на них слабее, чем девственные или нелактирующие самки; Нуаро приписал ослабление реакции в первой группе привыканию.

Главным фактором привыкания служит подкрепление, сопровождающее одни раздражители и отсутствующее при других. Цыплята

---

[1] Две группы исследователей независимо друг от друга установили дифференциальную реактивность птенцов кряквы, которым прежде никогда не предъявляли движущиеся над ними объекты, на модели ястреба и гуся. Это различие может быть следствием предшествующих тестов [1699], но, по-видимому [856], модель ястреба действительно вызывает бо́льшую локомоторную активность. Однако оценивать «страх» на основании одних лишь локомоторных показателей довольно трудно (см. разд. 15.6.)

будут продолжать клевать те раздражители, которые допускают последующее захватывание клювом и проглатывание; на раздражители же, которые не вызывают этих реакций, они через некоторое время перестают реагировать. У некоторых молодых вьюрковых птиц (щеглы, зяблики) предпочтение к тем или иным семенам выражено весьма незначительно, но через некоторое время они начинают выбирать только те семена, которые легче всего расколоть, с тем чтобы добыть максимальное количество ядрышек за минимальный срок. Поскольку у разных видов клюв имеет разные размеры, у птиц вырабатывается предпочтение к разным семенам [1309].

Привыкание и подкрепление играют также важную роль при определении диапазона раздражителей, эффективно вызывающих половое поведение. Хэйгемен и др. [892] обнаружили, что если кот пытался однажды спариваться с неадекватным объектом (кроликом, например, или плюшевым мишкой), он и в дальнейшем будет считать его половым партнером, не испытывая даже время от времени необходимости в подкреплении (спаривание с настоящей кошкой). В этих опытах ни у одного из котов, трижды выполнивших садку с одним из указанных объектов, при дальнейших испытаниях не обнаруживалось никаких отклонений (см. также [2450]). Аналогичным образом, самец зяблика, сделавший однажды садку на субоптимальную модель, обычно продолжает поступать таким же образом, тогда как самцы, которым садка не удалась, постепенно теряют интерес к модели [1055]. Имеющие соответствующий опыт самцы крыс предпочитают запах самки в эструсе запаху самок в анэструсе, хотя у не имеющих опыта и кастрированных самцов этого не наблюдается; таким образом, предпочтение является результатом обучения. Самки в эструсе, не имеющие, однако, полового опыта, предпочитают запах нормальных самцов запаху кастрированных: в этом случае, следовательно, половое предпочтение от опыта не зависит [415, 416].

Иногда роль опыта в ограничении реактивности менее непосредственна, чем это можно предположить по приведенным примерам. Например, у банкивских петухов *(Gallus gallus)* ранние попытки делать садки направлены исключительно на сидящих птиц. Поскольку эти попытки никогда не бывают успешными, опыт, указывающий, что именно такое положение может привести к успешному спариванию, не может иметь значения. Круйт [1411] предположил, что самцы потому пытаются делать садки только на сидящих птиц, что, как им известно из опыта, стоящая птица склонна к агрессивному поведению, подавляющему половое поведение (см. разд. 22.1). Впрочем, не исключена возможность, что даже незавершенная садка имеет некоторое подкрепляющее значение (см. разд. 24.5).

Страх, вызванный незнакомой ситуацией, также имеет большое значение для ограничения реактивности; диапазон объектов, которые будут вызывать у молодых воробьиных реакцию выпрашивания, сужается, в частности из-за того, что объекты, с которыми они не

освоились, впоследствии вызывают реакцию избегания. Дальнейшие примеры приведены в следующем разделе.

Избегание незнакомых ситуаций предполагает некий знакомый фон, на котором и распознается незнакомое. Роль опыта в формировании этого фона особенно подчеркивал Хебб [972]. Когда шимпанзе предъявляют части тела другого шимпанзе или наркотизированного сородича, у них проявляются признаки вегетативных расстройств, агрессии и страха, а молодые шимпанзе проявляют беспокойство при виде незнакомцев. Шимпанзе, выращенные в темноте (см. разд. 20.3), а также люди, слепые от рождения, у которых зрение впоследствии восстановилось [559], первоначально при виде незнакомого объекта не проявляют никаких признаков страха: эта реакция зависит от предшествующего обучения. Точно так же котята, которых на некоторое время отлучили от матери, а потом вернули назад, шипят и проявляют по отношению к ней и к своим братьям и сестрам все признаки страха [2047]. Такое поведение, несомненно, проявляют только высшие млекопитающие (см., например, [2375]). Так, у птенцов выводковых птиц реакции страха, за исключением реакции затаивания в ответ на сигнал тревоги, в первые несколько часов после вылупления отсутствуют и появляются только позднее, после того как они освоятся с окружающей средой [2110] (см., также [2096]).

Однако на поведение избегания предшествующий опыт оказывает многообразное влияние. Страх перед незнакомым зависит от предшествующего опыта, позволившего приобрести знание о знакомом, но дальнейший опыт делает знакомым незнакомое. Кроме того, опыт, приобретенный в различных ситуациях, может привести к уменьшению страха при виде незнакомых объектов. Так, двухгодовалый шимпанзе, выросший в неволе, побаивается новых предметов и в отличие от диких шимпанзе того же возраста гораздо меньше исследует их и манипулирует ими, причем различия тем заметнее, чем более обедненной была среда, в которой рос шимпанзе в лаборатории. Эти различия нельзя приписать недостаточной возбудимости, слабой двигательной активности или недостаточной способности к различению; они исчезают, если животных содержать в обогащенной среде [1706].

21.5. ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ

Ограничение диапазона раздражителей, способных вызвать данную реакцию, особенно тщательно изучалось на реакции следования у выводковых птиц. Только что вылупившийся из яйца гусенок или утенок, увидев какой-нибудь движущийся предмет, будет следовать за ним, как он следовал бы за собственными родителями [989, 1562, 2252]. У утят диапазон объектов, которые могут вызвать эту реакцию, очень широк — от спичечного коробка до человека [677]. Это, конечно, не означает, что все объекты одинаково эффективно вызывают реакцию следования; некоторые (например, округлые объекты) более эффективны в этом отношении, чем другие (см., например, [854,

1030, 2107, 2233]). В известных пределах объект тем более эффективно вызывает реакцию, чем он заметнее. Среди моделей, которыми Хайнд и др. [1077] пытались вызвать реакцию следования у камышниц *(Gallinula chloropus)* и лысух *(Fulica atra)*, большой яркий платок, накинутый на плечи одного из сотрудников, оказался более эффективным, чем модель птицы в естественную величину. Аналогично Бэйтсон [169] обнаружил, что к неподвижному хорошо заметному объекту подходило гораздо большее число однодневных цыплят, чем

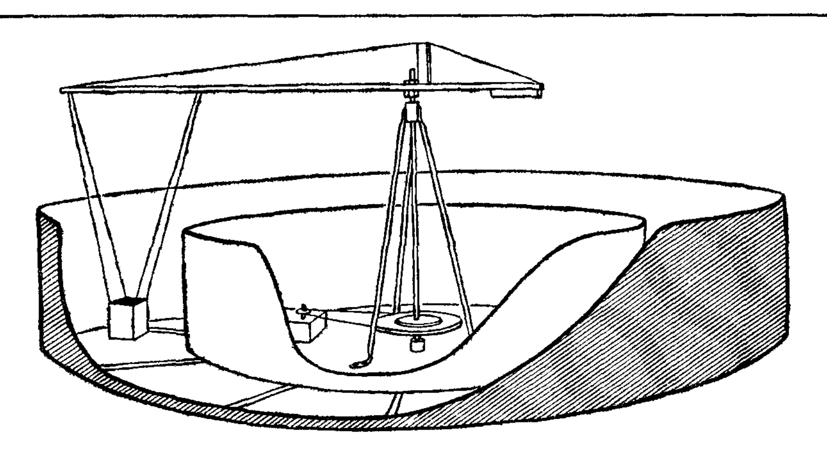


Рис. 167. Установка для изучения реакции следования у цыплят.
Вращающийся рычаг переносит вдоль круговой дорожки подвешенную коробочку.

к объекту, значительно менее бросающемуся в глаза. Однако некоторые признаки раздражителя могут вызвать вовсе не приближение, а бегство. Утята приближаются к человеку, медленно уходящему от них или раскачивающемуся из стороны в сторону [2522], но убегают, если он выполняет эти движения слишком энергично. Эти результаты соответствуют концепции Шнейрлы, согласно которой слабая стимуляция вызывает приближение, а сильная — избегание (разд. 21.2).

Через некоторое время новые объекты уже не могут эффективно вызывать реакцию следования; диапазон адекватных раздражителей ограничивается объектами, напоминающими те, с которыми животное уже сталкивалось. Происходящее в этом случае обучение известно под названием «запечатления» (импринтинг), и его анализу было посвящено великое множество работ. Запечатление удобно исследовать на установке типа изображенной на рис. 167, где вращающийся рычаг перемещает по кругу подвешенную модель. Молодых птиц помещают на круговую дорожку и количественно регистрируют реакцию следования или избегания.

Хотя в настоящее время нет оснований считать, что запечатление принципиально отличается от других форм обучения (см., например, [171, 1060, 2375] и приведенную в этих работах литературу), как это полагают Лоренц [1562] и Хесс [1030], некоторые его особенности представляют несомненный интерес. Прежде всего время, когда может происходить запечатление, ограничено «чувствительным периодом». Некоторые авторы утверждают, что его продолжительность не превышает нескольких часов; так, Хесс [1030] обнаружил резкий пик между 13-м и 16-м часами после вылупления птенца (рис. 168). Хотя позднее другие авторы обнаружили, что этот период ограничен менее жестко, различия здесь только в степени; так, цыплята не будут

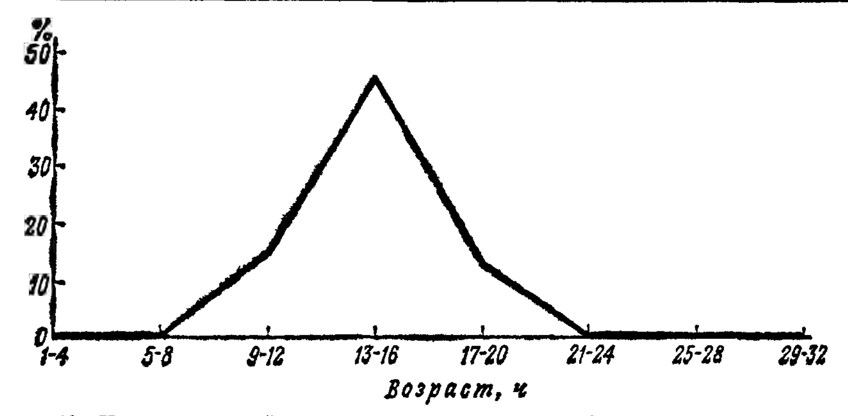


Рис. 168. Чувствительный для запечатления период [1030].

На оси ординат отложены результаты тестов на птицах; на оси абсцисс — возраст в часах к моменту испытания.

следовать за новым движущимся объектом ни через несколько часов после вылупления, ни в возрасте нескольких дней, но в промежутке между этими периодами у них наблюдается реакция следования. Продолжительность чувствительного периода у разных видов, конечно, варьирует; даже у животных одного вида периоды чувствительности к зрительной и звуковой стимуляции могут не совпадать [309, 1395].

Нижние границы чувствительного периода определяются развитием локомоторных способностей; Хесс [1031] обнаружил, что кривая увеличения скорости локомоции у цыплят почти совпадает с кривой, отражающей развитие чувствительного периода (рис. 169). Это, конечно, не означает, что локомоторная способность как таковая является определяющим фактором; одновременно с ее развитием происходит ряд перцептивных и мотивационных изменений, например развитие структур сетчатки [2091] и повышение общей возбудимости нервной системы [1392]. Готлиб [827] показал, что начало чувстви-

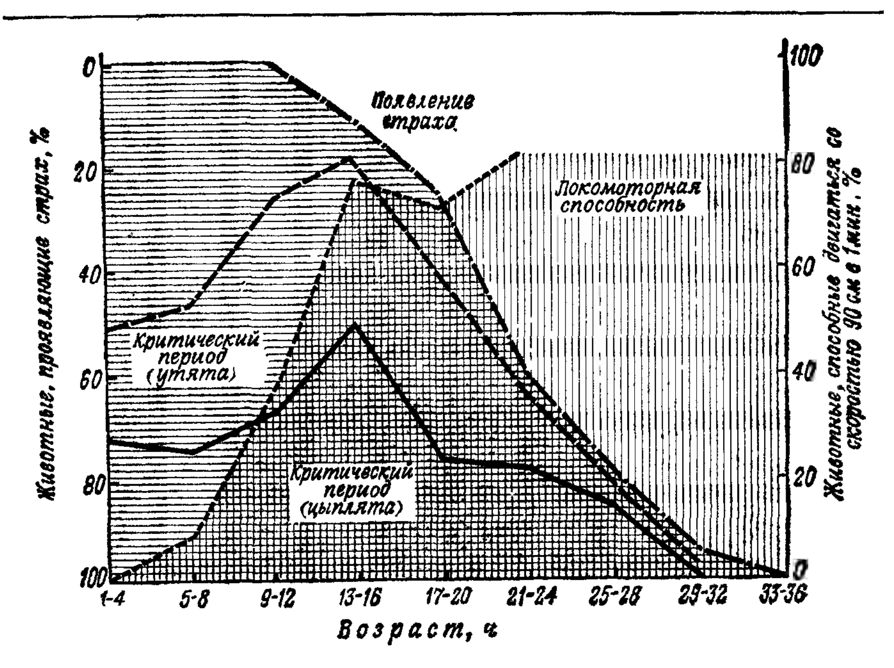


Рис. 169. Гипотетические и эмпирические кривые критического периода у цыплят и утят кряковой утки [1031].

Две заштрихованные области указывают на увеличение с возрастом относительного числа птиц, двигающихся со скоростью, большей чем 1 м в 1 мин в стандартной ситуации, и относительного числа птиц, проявляющих реакции страха (участок покрыт горизонтальной штриховкой). Участок, заштрихованный горизонтальными и вертикальными линиями под обеими кривыми, соответствует гипотетическому чувствительному периоду, если предположить, что оба указанных фактора являются ограничивающими. Эмпирический период показан для цыплят непрерывной кривой, для утят — прерывистой.

тельного периода определяется возрастом развивающегося организма и почти не зависит от опыта после вылупления из яйца.

Более спорным является вопрос о факторах, определяющих окончание чувствительного периода. Сначала считали, что чувствительный период прекращается в результате ослабления реакции следования [675, 1562]. Считалось, что животное, у которого произошло запечатление, обучилось во время чувствительного периода распознавать специфические признаки, которые и впоследствии будут вызывать реакцию следования. При этом выдвигалось предположение, что ослабление стремления следовать за объектом определяется наследственными факторами, что весьма нелегко проверить экспериментально. Позднее авторы, постулировавшие ослабление стремления следовать за объектом (см., например, [1264—1267, 2522]), либо не оговаривали причин такого ослабления, либо приписывали их факторам опыта. Однако, по крайней мере в отношении лысух, эта гипотеза несостоятельна, поскольку у них реакция следования распростра-

няется на новые объекты вплоть до 60-дневного возраста, если только эксперимент проводится в знакомой для них обстановке [1077]. Во всяком случае, данных о таком ослаблении стремления следовать за объектом еще не получено ни для одного вида; завершение чувствительного периода характеризуется скорее уменьшением относительного числа особей, у которых эта реакция проявляется, чем ослаблением реакции у тех, которые ее еще выполняют [171].

Другие авторы считают, что окончание чувствительного периода обусловлено угнетением реакции следования другими, не проявлявшимися до этого типами поведения; особое значение в этом случае придается реакции страха [880, 1030, 1077]. В доказательство этой точки зрения Хесс [1031] указывает, что уменьшение относительного числа не имеющих опыта птиц, которые следуют за моделью, происходит в том же возрасте, в котором наблюдается увеличение числа птиц, издающих в стандартных ситуациях крики беспокойства (рис. 169). Такая постановка проблемы оставляет открытым вопрос о роли опыта в развитии реакций страха.

Эту гипотезу разрабатывал Мольтц [1763], пытаясь объяснить не только причины окончания чувствительных периодов, но и само следование молодых птиц за моделями. Он предположил, что раздражители, воспринимаемые в первые дни жизни еще до того, как возникнут реакции «тревоги», приобретают свойство ослаблять состояние тревоги. Поэтому позднее птица следует за ними, особенно в ситуациях, вызывающих тревогу. В подтверждение этой гипотезы было показано, что привыкание к побежке за объектом уменьшает реакцию следования, а возрастание «тревоги» усиливает ее (см. также [1933, 2287]); Ковач [1392] приписывает рассмотренный эффект скорее не тревоге, а изменению «общей активности центральной нервной системы».

Мольтц предположил далее, что чем лучше заметен объект для животного, тем выше вероятность того, что во время чувствительного периода он приобретет свойство ослаблять состояние тревоги. Это соответствует данным Джеймса [1240—1242], Смита [2233] и Мольтца [1764] о привлекательности для цыплят вспыхивающего света и самых разнообразных неподвижных и движущихся объектов, к которым у них возникает привязанность. Однако предположение Мольтца, что животные следуют за теми или иными объектами потому, что эти объекты приобрели свойство снижать тревогу, кажется неубедительным в свете сообщений о том, что иногда животные начинают следовать за моделью почти сразу же после ее предъявления. Взгляды Мольтца [1764] на эту проблему в последнее время изменились.

Неоднократно было показано, что конец чувствительного периода не связан со строго определенным возрастом, а зависит от условий выращивания. Камышницы и лысухи, жившие с раннего возраста группами в вольерах, отгороженных щитами от внешнего мира, почти не следуют за моделями, тогда как птицы, выращенные в более открытых вольерах, следуют за ними весьма активно [1077]. У цып-

лят длительность чувствительного периода увеличивается при выращивании в изоляции [881, 2230], а у утят — при выращивании в условиях рассеянного освещения [1767]. Поскольку к концу чувствительного периода ослабление стремления следовать за объектом сопровождается усилением стремления бежать от него, влияние среды на продолжительность чувствительного периода может объясняться ее влиянием на развитие реакций страха.

Как уже говорилось (см. разд. 15.6), животные обычно боятся незнакомых объектов, хотя реактивность к незнакомому зависит от предшествующего формирования «знакомого» фона. Поэтому весьма вероятно, что чувствительным следует называть тот период, во время которого птица учится детализировать окружающую ее среду. Лишь после этого незнакомые объекты воспринимаются как таковые, и только тогда они вызывают реакцию бегства [171, 253, 1764, 2096, 2230, 2231]. После завершения чувствительного периода только путем принудительной близости к незнакомому объекту можно достигнуть привыкания и, таким образом, прекращения попыток к бегству.

Зальцен [2096], исследуя развитие реакций страха у цыплят, показал, что эти реакции почти в любом возрасте вызываются резкими изменениями окружающей обстановки. Однако цыплята, выращенные в изоляции и не сталкивавшиеся прежде с движущимися предметами, реагировали на катящийся цилиндр даже в 7-дневном возрасте «поведением удовольствия», тогда как у цыплят, содержавшихся в группе в течение суток, он вызывал страх. Понять эти данные нелегко, но Зальцен считает, что движущийся объект может вызвать положительные групповые реакции (крики удовлетворения, гнездовые движения, приближения и следования), если только он не воспринимается как незнакомый, а как незнакомый он скорее будет восприниматься в том случае, если предшествующий опыт с движущимися объектами создал представление о том, чтó такое знакомый движущийся объект. В этом случае не требуется постулировать никакого абсолютного различия между неподвижными и движущимися объектами, а Торп [2370, 2375] подчеркнул, что привязанность к обстановке может быть сродни запечатлению (см. разд. 28.2).

Далее, Бэйтсон [167] показал, что упорное избегание цыплятами подвижного объекта ослабевает, если окрасить его так же, как неподвижные стенки вольера, в котором они выросли. Это показывает, что в течение нескольких дней после вылупления из яйца цыплята запоминают признаки вольера и различают предметы, значительно отличающиеся от привычных. Было показано, что у цыплят способность к различению связана, вероятно, с тем, насколько ярко окрашены стены вольера: при более яркой (и, видимо, легче запоминающейся) окраске цыплята дольше проявляли реакцию избегания в отношении моделей, окрашенных по-иному (см. также [1367, 1683]).

Такая аргументация предполагает, что запечатление в большой степени сводится к развитию знакомства с движущимся объектом.

Специфические подкрепления, такие, как пища или контакт с моделью, в этом случае не обязательны (см., например, [460]). В естественных условиях цыплята знакомятся по крайней мере с двумя типами движущихся объектов — с матерью и другими цыплятами; точно так же лысухи в экспериментальных условиях могут обучиться следовать за несколькими различными объектами [1077]. Если главный фактор — это знакомство с объектом, то запечатление, по-видимому, имеет много общего с «перцептивным обучением» (см. разд. 20.3. и 24.4), поскольку в обоих случаях реактивность на раздражитель зависит от предшествующего знакомства с этим раздражителем независимо от его связи с каким бы то ни было подкреплением [171, 1060, 2230, 2231]. Торп [2375] уже подчеркивал значение запечатления как инструмента исследования генезиса механизмов перцептивных процессов.

Бэйтсон [168] привел данные в пользу этой точки зрения, показав, что обучение во время чувствительного периода может проявиться и в иных ситуациях, нежели следование за объектом. Цыпленок, например, легче распознает фигуры, если они раньше висели на стенке вольера, в котором он жил. Именно такие тесты применяют при исследовании перцептивного обучения (см. также разд. 20.3). Аналогичным образом Ковач и др. [1393] обнаружили, что если произвести в раннем возрасте запечатление мелькающего света, то спустя месяц выработка реакций приближения или избегания такого раздражителя облегчается. Поскольку этот эффект наблюдался только у тех особей, которые во время периода обучения приближались к мелькающему источнику света, было высказано предположение, что для раннего перцептивного обучения недостаточно простого предъявления раздражителя; может оказаться необходимым, чтобы раздражитель начал ассоциироваться с *некой* реакцией, хотя и не обязательно с той, с помощью которой впоследствии будет выявлено перцептивное обучение (см. также [1586]).

Знакомство со свойствами объектов, обнаруженное в экспериментах по запечатлению, вероятно, следует рассматривать как искусственно изолированную часть процесса обучения свойствам окружающей среды, который начинается еще до вылупления из яйца. С этих позиций крики беспокойства в раннем возрасте связаны с прекращением контакта и ощущения тепла, которые испытывал организм, находясь в яйце [453]. Реакция на звуки, издаваемые матерью, может зависеть, а может и не зависеть от опыта, приобретенного в яйце, но, во всяком случае, она весьма неспецифична, так что адекватными могут оказаться самые разнообразные повторяющиеся звуковые раздражители (см. ниже).

Почему же только что вылупившиеся птицы в первую очередь приближаются к хорошо заметным или движущимся предметам? Хотя крики родителей могут играть важную роль в лабораторных условиях, не имеющие соответствующего опыта птицы будут приближаться и к объектам, не издающим звуков (см., например, [829, 830,

835]. Это явление характерно, впрочем, не только для молодых выводковых птиц. Как упоминалось выше, Шнейрла [2141, 2142] подчеркивал, что птенцы многих видов птиц стремятся приблизиться к раздражителю низкой интенсивности и бежать от раздражителя высокой интенсивности и что именно это и происходит при запечатлении. Таким образом, чем заметнее (конечно, до известных пределов) предмет, тем охотнее к нему приближается или следует за ним птица при первом предъявлении во время чувствительного периода (см. стр. 549).

Однако точку зрения Шнейрлы, считающего, что цыплята приближаются к объектам, создающим слабую зрительную стимуляцию, из-за их количественного сходства с раздражителями, действующими еще до вылупления из яйца, трудно проверить экспериментально. Кроме того, Бэйтсон [171] подчеркнул, что точка зрения Шнейрлы предполагает у цыплят более низкий уровень организации поведения, чем это есть на самом деле. Цыпленок не сидит и не ждет, когда ему предъявят броский объект, а стремится обнаружить его и вступить с ним в контакт. В течение нескольких дней после вылупления цыплята ведут себя более активно в помещении, выкрашенном в однотонный серый цвет, чем в помещении с полосатыми черно-белыми стенами, обеспечивающими тот же уровень освещенности, что и в первом случае. Это показывает, что сложность среды и активность связаны обратной зависимостью [170], так что цыплята, по всей вероятности, найдут раздражители, пригодные для запечатления. Об этом же свидетельствует тот факт, что хорошо заметные раздражители, вроде тех, которые используются при запечатлении, могут служить подкреплением для однодневных утят и цыплят с первого же предъявления. Бэйтсон и Риз [172] показали, что такие птицы быстро обучаются нажимать на педаль, включающую мелькающий свет (рис. 170, 171). Кроме того, существует чувствительный период, в течение которого свет действует как подкрепление, поскольку готовность обучаться этой реакции приблизительно через 48 ч после вылупления снижается до минимума; примерно на этот возраст приходится и максимум избегания модели в ситуации запечатления. Влияние возраста проявляется по-разному в зависимости от условий выращивания: у птиц, выращенных в группе, оно более выражено, чем у выращенных в изоляции, а у этих последних более заметно, чем у птиц, выращенных в темноте [173]. Подкрепляющий эффект света, возможно, зависит от таких последствий приближения к его источнику, как усиление интенсивности или уменьшение угла рассеяния. Однако цыплята, которые могли приближаться к источнику мелькающего света, при последующем тестировании приближались к нему не быстрее, чем те цыплята, которых ранее содержали около источника света. Таким образом, подкреплением может служить само включение раздражителя (Бэйтсон, личное сообщение).

Итак, во время чувствительного периода у птиц развивается предпочтение к объекту, который служит им подкреплением. Запечатле-

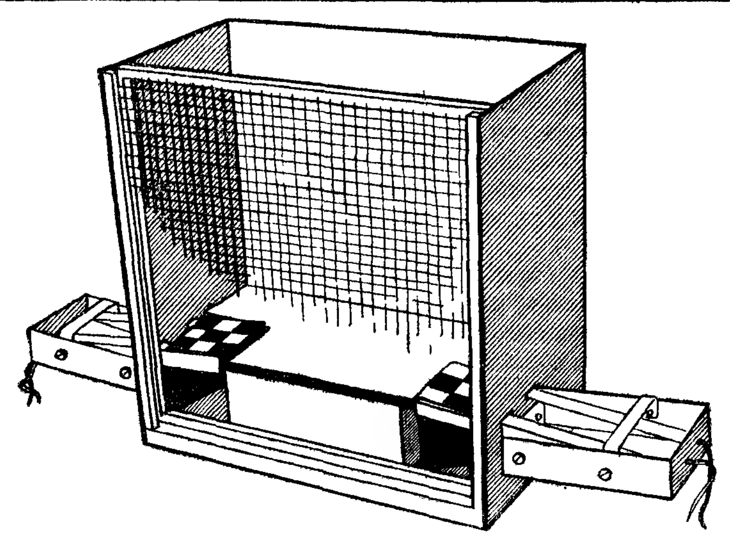


Рис. 170. Установка для оценки эффективности мелькающего света в качестве подкрепления.

Источник света перед стеклянной стенкой камеры зажигается, когда цыпленок становится на одну из педалей, другая педаль — для контроля.

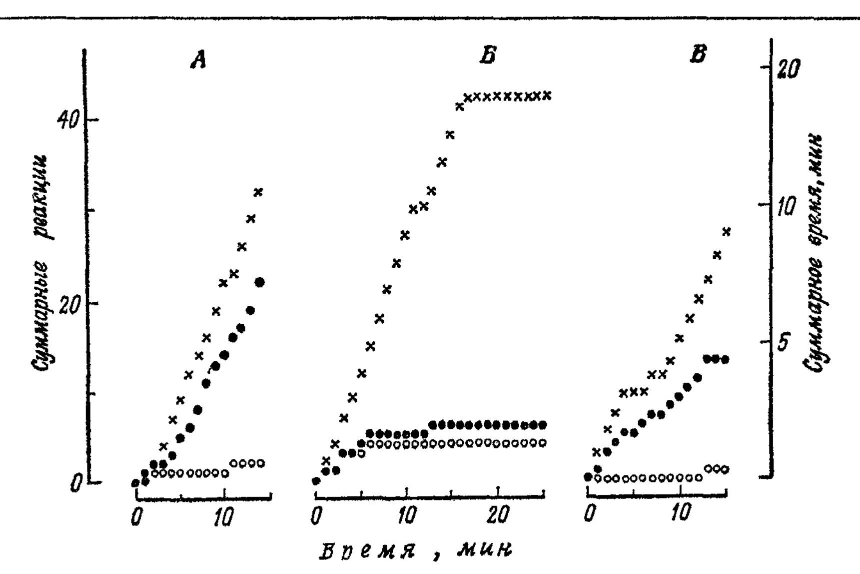


Рис. 171. Эффективность мелькающего света в качестве подкрепления [172].

Число нажатий на подкрепляемую (черные кружки) и контрольную (белые кружки) педали и время, проведенное на подкрепляемой педали (крестики) 24-часовыми цыплятами, выращенными в темноте, во время выработки (*А*), угашения (*Б*) и повторной выработки (*В*) инструментальной реакции.

ние и образование инструментальных условных рефлексов идут, следовательно, рука об руку, причем запечатление сужает диапазон раздражителей, которые могут служить подкреплением [173]. Другие исследователи показали, что объекты, на которые у цыплят произошло запечатление, могут служить подкреплением, на что указывает обучение в Т-образном лабиринте [399] или в ситуации клевания рычага [1095, 1096, 1920]. Работая по совершенно иной методике, Маркс и Кнарр [1667] пришли к выводу, что их данные о развитии у крыс реакции нажатия на рычаг, в ответ на которое загорался свет, частично подтверждают мнение о том, что одного лишь знакомства с раздражителем достаточно, чтобы он мог служить подкреплением. Однако в этом не следует заходить слишком далеко, поскольку наиболее знакомым «раздражителем» служит для организма та среда, в которой он проводит большую часть времени и которая просто образует фон для других раздражителей. Знакомство с объектом имеет, однако, большее значение в ситуациях, вызывающих состояние тревоги (см. разд. 21.5).

Предположение о том, что в течение чувствительного периода хорошо заметные объекты могут служить подкреплением для птиц, не имеющих опыта, и что по мере знакомства с этими объектами их эффективность возрастает, согласуется с многими другими данными, полученными в экспериментах по запечатлению. Например, птица, у которой произошло запечатление какого-либо объекта, проявляет в его отсутствие поисковое поведение; готовность следовать за этим объектом и избирательно реагировать на него возрастает с опытом. Об этом же говорят и данные о том, что подкрепление не обязательно, что вызывающие страх модели впоследствии (после привыкания и ознакомления с ними) могут вызвать реакцию следования, что новые модели легче вызовут реакцию следования, если их предъявлять в той же ситуации, что и модель, на которую у птицы уже произошло запечатление, и т. д. [2096].

Обсуждая запечатление реакции «следования», мы до сих пор не касались межвидовых различий. Практически, конечно, виды сильно различаются по продолжительности чувствительного периода, объему опыта, необходимого для запечатления, по набору объектов, эффективно вызывающих реакцию следования, т. д. Особый интерес представляет относительная роль слуховых и зрительных раздражителей. Домашних цыплят привлекают звуки, похожие на те, которые они сами издают в яйце [453, 1411], и у них звуковые сигналы играют важную роль для возникновения реакции следования [2234, 2235] (см. также [829, 830, 832]). Фишер [704] считает, что звуковые сигналы выполняют по меньшей мере две функции: вызывают «активацию» и закладывают фундамент для распознавания. У большинства видов звуковые раздражители могут приобрести сигнальное значение, если их предъявлять одновременно с запечатленными зрительными признаками объекта, и наоборот. Относительное значение зрительных и звуковых раздражителей, исходящих от одного и того же объек-

та, зависит от возраста, опыта и видовой принадлежности [833]. У тех видов уток, которые гнездятся на земле, утят привлекает широкий диапазон ритмических звуков, но запечатление происходит лишь в том случае, если звук связан с видом соответствующего объекта. С другой стороны, у гнездящейся на деревьях каролинской утки (*Aix sponsa*) сначала не наблюдается стремления приблизиться к повторяющемуся звуковому сигналу, но предъявление такого сигнала даже в отсутствие зрительного раздражителя может вызвать впоследствии предпочтение этого звука. Дело в том, что этот вид уток устраивает гнездо в дуплах деревьев, и для развития у утят реакции на мать слуховые раздражители могут оказаться важнее зрительных [828, 1361, 1362].

21.6. ОБЩЕСТВЕННОЕ, ПОЛОВОЕ И РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ ВЗРОСЛЫХ ОСОБЕЙ

Постювенильное общественное и репродуктивное поведение — еще одна область, где видоспецифичное соотношение между раздражителем и реакцией в очень большой степени зависит от опыта. Хотя у ряда видов, например у европейской кукушки (*Cuculus canorus*), раздражители, стимулирующие образование пар и брачное поведение, могут определяться независимо от общения с особями своего вида, во многих случаях такой опыт играет важную роль. Как показали Торп и Джонс [2377], так обстоит дело даже у насекомых. Реакция на запах у самки наездника *Nemeritis canescens*, когда она откладывает яйца, зависит от того, на какой личинке она выросла. Некоторые самки, выросшие на личинках большой вощинной моли, впоследствии предпочитают их запах запаху своего обычного хозяина (личинки мельничной огневки), чего никогда не наблюдается у самок, выросших на нормальном хозяине. У других видов насекомых степень такой зависимости от запаха хозяина, по-видимому, сильно варьирует [1769, 2375]. Некоторый свет на природу этого явления проливают не связанные с выбором хозяина эксперименты на дрозофиле. Обычное отвращение взрослых особей к запаху перечной мяты можно ослабить, выращивая этих насекомых в среде, содержащей этот экстракт; ослабление происходит не за счет образования ассоциативной связи, а в результате привыкания [1643].

Примеры влияния раннего опыта на раздражители, которые впоследствии вызывают общественное или репродуктивное поведение, известны почти у всех групп позвоночных (см. также гл. 22). Приведем несколько таких примеров. У взрослых самцов некоторых цихлидовых рыб ухаживание обычно адресовано только самке, но самцы, выращенные в изоляции, первоначально пытаются спариваться с особями обоих полов [1858]. У амадины (*Taeniopygia castanotis*) выбор гнездостроительного материала и места гнездования зависит от опыта, полученного в то время, когда птенец сидел в гнезде или только начал летать [2099]. У мышей выбор брачного партнера в очень

большой степени определяется самкой; Мэйнарди и др. [1633] обнаружили, что оказываемое самкой предпочтение иногда сильно зависит от запахов, окружавших ее в раннем возрасте; так, самка, родителей которой опрыскивали духами, и впоследствии предпочитает надушенных самцов контрольным. Ранний опыт обусловливает также общественное поведение цыплят [147] и крыс [62]. У крыс важную роль в общении между особями играют тактильные раздражения, и именно они определяют последующую эффективность зрительных раздражений для контактов.

В развитии общественного поведения копытных опыт, приобретенный в раннем возрасте, играет еще большую роль. Когда ягнят, выращенных человеком, возвращают в стадо, они не пасутся вместе с остальными животными [2167] и ранний опыт оказывает глубокое влияние на их последующее поведение [1023] (см. также [394, 395]). В этом случае изоляция, видимо, затрагивает поведение как взрослых животных по отношению к молодым, так и молодых по отношению к взрослым (см. [1366, 1368] о козах).

Влияние раннего опыта широко изучалось также на морских свинках [2208], собаках [729, 739, 2168, 2172] и обезьянах [927]. Кинг [1343] подчеркнул роль «приятных» признаков матери в преодолении реакций страха.

Особого внимания заслуживает вопрос о влиянии раннего опыта на выбор брачного партнера у птиц. Лоренц [1562, 1563] рассматривает запечатление как самостоятельную форму обучения (разд. 21.5), в частности потому, что ранний опыт, по-видимому, должен оказывать длительные воздействия, определяя не только объекты, на которые молодая птица направляет свои «сыновние» реакции, но также и те, на которые будет направлено ее половое поведение во взрослом состоянии. Запечатление, таким образом, по-видимому, оказывает неявное влияние на реакции, которые еще не входят в репертуар данной особи. Можно привести также случай, детально описанный Рёбером [1969]: один ручной индюк, став взрослым, нападал на всех женщин, но проявлял реакции ухаживания ко всем мужчинам, проходившим через парк, в котором он жил. В результате запечатления, которое произошло в раннем возрасте, индюк считал всех людей особями своего вида. Разница в поведении по отношению к мужчинам и женщинам, видимо, не была связана с ранним опытом, а соответствовала видоспецифичной реактивности на свисающие или хлопающие атрибуты (в данном случае юбка) как на признак особи мужского пола: в нормальных условиях эти признаки характерны для самца, который во время демонстраций растопыривает крылья и хлопает ими.

Целый ряд авторов (см. библиографию в [1030, 1358, 2375]) приводят случаи полового поведения взрослых птиц по отношению к объектам, напоминающим объекты их детской привязанности. Многие из этих примеров напоминают анекдоты, и к ним следует относиться с осторожностью. Если бы ранний опыт действительно играл решающую роль в формировании половой реактивности, данные на этот счет

были бы более обильны. В качестве приемных родителей для птенцов самых разных видов часто используют кур, но среди выращенных таким образом птиц аномальное поведение при выборе полового партнера встречается редко [676]. Имеются, однако, данные, полученные в строго контролируемых исследованиях, которые показывают, что у цыплят и индюшат половые или общественные реакции, вызванные тестостероном, предпочтительно направлены на те объекты, за которыми они обучались следовать [120, 881, 2112] или с которыми они уже были знакомы [2097]. В исследовании Зальцена [2097] цыплята в возрасте от 7 до 25 дней проявляли реакцию страха по отношению к тест-объекту (живой цыпленок, мертвый цыпленок или рука), который им ранее не предъявляли; если же цыплята прежде видели этот объект, то после введения тестостерона они проявляли по отношению к нему половое поведение. Зальцен, таким образом, считает, что общение животного с объектом влияет на последующее общественное или половое поведение, уменьшая чувство страха.

Результаты экспериментов с искусственно вызванным у молодых птиц преждевременным половым поведением нельзя, однако, считать достаточным доказательством того, что выбор брачного партнера взрослыми особями определяется одним лишь опытом в раннем возрасте: в нормальных условиях развития может иметь значение и опыт в «подростковом» возрасте. В естественных условиях формированию половых связей предшествует период групповых взаимодействий с особями своего вида, продолжающийся вплоть до наступления половой зрелости, и весьма возможно, что он оказывает важное влияние на выбор полового партнера [1060]. Например, у снегиря молодые неполовозрелые птицы (обычно из одного гнезда) образуют, как правило, парочки, которые к началу первого брачного сезона распадаются, после чего птицы выбирают себе новых половых партнеров. Если снегиря вырастить в изоляции от особей своего вида, то он сначала относится к своему хозяину как к родителю, а затем как к первому партнеру. Если в течение зимы или осени снегирь имеет возможность образовать пару с особью своего вида и противоположного пола, его привязанность к человеку постепенно исчезает. Если же все это время он будет находиться только в обществе людей, то один из этих людей будет воспринят как половой партнер и это запечатление станет необратимым [1851]. Аналогичные исследования Шютца [2161] позволяют предположить, что «половое запечатление» у уток зависит от более позднего опыта, чем опыт, определяющий реакцию следования (см. также [1441]).

Гуйтон [883] показал, что опыт, полученный до наступления половой зрелости, важен даже для одомашненных видов, которые обычно используются в экспериментах с запечатлением. Молодых петушков выращивали в визуальной изоляции друг от друга до 13-недельного возраста, а затем помещали в группу вместе с самками. Ранее, в 11-недельном возрасте, после введения андрогенов они спаривались с желтой перчаткой, предпочитая ее чучелу молодки, пос-

тавленной в позу спаривания. В возрасте 5 месяцев предпочтение у них изменилось на противоположное, хотя они продолжали проявлять брачное поведение по отношению к человеку, если незадолго до этого имели возможность ухаживать за курицей. Итак, хотя в этом случае ранний опыт, несомненно, влияет на половое поведение взрослой особи, он в значительной мере преодолевается под воздействием «подросткового» опыта (см. также [884]).

До сих пор известно лишь несколько исследований, в которых в строго контролируемых условиях было показано, что длительное общение с объектом в раннем возрасте приводит к предпочтению этого объекта как полового партнера в зрелом возрасте независимо от юношеского опыта. Шейн [2111] сравнил половое поведение индюков, из которых три до 32-го дня жизни содержались в изоляции друг от друга и могли видеть только людей, а другие три жили в течение всего этого времени или некоторой его части в группе. После этого периода всех птиц до наступления половой зрелости содержали вместе. В 5-летнем возрасте все 6 птиц ухаживали за индюшкой в отсутствие человека и за человеком в отсутствие индюшки. Если же им предоставляли возможность выбора, то первые три предпочитали человека, а вторые три — индюшку. Очень жаль, что этот опыт был поставлен на столь небольшом числе особей.

Уорринер и др. [2508] в экспериментах, также почти удовлетворявших требованиям в отношении строгого контроля над опытом в «подростковом» возрасте, показали, что самцы (но не самки) голубей предпочитают спариваться с птицами, имеющими такую же окраску, что и вырастившие их взрослые голуби. Однако даже в этом случае молодых голубей содержали с родителями (приемными) до 40-дневного возраста, после чего помещали в условия зрительной изоляции вплоть до теста на половое поведение. Таким образом, их родители были единственными взрослыми птицами, которых они могли видеть.

В сходном эксперименте Иммельман [1227] подкладывал яйца зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*) в гнездо другого вида амадины (*Lonchura striata*). Птенцов зебровой амадины разлучали с приемными родителями в возрасте от 33 до 60 дней и содержали поодиночке вплоть до наступления половой зрелости, т. е. до 4-месячного возраста. Впоследствии самцы зебровой амадины ухаживали за самками *Lonchura striata*, а самок своего вида игнорировали или нападали на них; однако самки зебровой амадины реагировали на ухаживания самцов своего, а не другого вида. Такие различия в поведении, видимо, связаны с половым диморфизмом в окраске.

Особенно детальные результаты получил Клингхаммер [1358], изучавший поведение траурного голубя (*Zenaidura macroura*) и близких видов. Он обнаружил, что птенцы, вынутые в 8-дневном возрасте из гнезда и выращенные человеком, навсегда становятся ручными; птенцы же, вынутые позднее, впоследствии проявляют по отношению к человеку реакцию страха. Если птенцов с 8-дневного возраста вы-

ращивать в изоляции от других птиц вплоть до половой зрелости, они воспринимают человека как полового партнера. Однако если затем в течение нескольких брачных сезонов предоставлять им возможность общаться с другими голубями, они постепенно начинают выбирать в качестве полового партнера траурных голубей. Если же их выращивать с партнером, то они будут выбирать птиц своего вида во всех случаях. Такое влияние контакта с другими голубями сказывается и в тех случаях, когда человек выращивает птиц изолированно, но в возрасте 52 дней помещает их в общий вольер. Таким образом, выбор полового партнера взрослой птицей не определяется раз и навсегда в самом раннем возрасте: опыт, полученный во время развития организма, да и на более поздних стадиях жизни, может оказать свое влияние. Настоятельно необходимы дальнейшие исследования, в которых бы тщательно контролировался опыт, получаемый в разном возрасте, и особенно такие исследования, которые выявляют различную роль опыта у разных линий и у разных видов [882].

Итак, экспериментальные данные, которые бы подтверждали уникальную роль раннего опыта в определении последующего выбора полового партнера, на чем настаивает Лоренц, до сих пор отсутствуют. У большинства видов формирование пары происходит после длительного опыта жизни в группе и под влиянием этого опыта. Наиболее разумной представляется гипотеза, согласно которой влияние предшествующего опыта на последующий выбор полового партнера носит отчасти характер разрешения (имеется в виду, что знакомый объект не вызывает страха), отчасти же является частным случаем повышенной готовности реагировать на знакомые раздражители. Бэйтсон [168] уже показал, что ранний опыт сказывается у цыплят не только на реакции следования, но и на обучении дифференцировке с пищевым подкреплением, и нет оснований считать, что он не отражается точно так же и на половом поведении (см. разд. 22.5). Таким образом, опыт, приобретенный на ранних стадиях развития, является просто одним из факторов, определяющих выбор полового партнера, и действие его не обязательно необратимо. Однако в естественной обстановке опыт на самых ранних стадиях развития может иметь особое значение, поскольку «привыкание» является непременным условием: если объекты или индивиды продолжают вызывать страх и в более позднем возрасте, может оказаться, что животное будет избегать их всю жизнь и, таким образом, никогда не ознакомится с ними [171, 1358, 2097].

Наконец, следует подчеркнуть, что у разных видов птиц относительная эффективность раннего опыта и независимая от предварительного общения предрасположенность формировать пару с особями своего вида сильно варьирует. Как отмечалось, степень влияния опыта жизни в группе на последующий выбор полового партнера может весьма различаться даже у самцов и самок одного и того же вида. Например, селезни кряквы, выращенные в группе из 5—10 особей, впоследствии образуют пару именно с селезнями. Оба партне-

ра в такой паре проявляют мужское поведение, и полного спаривания никогда не происходит; тем не менее пара остается постоянной даже в присутствии самок. Однако выращенные таким же образом самки никогда не проявляют гомосексуального поведения [2162]. Эти различия во влиянии опыта на самцов и самок, вероятно, связаны с половым диморфизмом уток: самки единственного изученного мономорфного вида могут образовать пару с особями того вида, вместе с которым они были выращены.

21.7. ВЫВОДЫ

1. На многие раздражители животные реагируют адекватно при первом же их предъявлении. Однако диапазон эффективных раздражителей для неопытных животных обычно шире, чем для имеющих опыт.

2. Недостаточная специфичность вызывающих данную реакцию раздражителей у молодых животных, вероятно, объясняется не качественными, а количественными признаками раздражителей. Шнейрла предположил, что животные на пренатальных и ранних постнатальных стадиях развития стремятся приблизиться к источнику слабого раздражения и избегать источников сильного раздражения.

3. Опыт может вызвать расширение диапазона раздражителей, вызывающих данную реакцию. Некоторые из таких случаев связаны с первоначальной экспозицией, но большинство их определяется ассоциативным обучением.

4. Опыт может также привести к сужению диапазона эффективных раздражителей. В этом случае важную роль играют привыкание и подкрепление. Реактивность ограничивается также страхом, вызываемым незнакомыми ситуациями. Опыт в таких случаях играет двойственную роль, потому что страх перед незнакомым зависит от предшествующего опыта, во время которого формируется представление о знакомом, но дальнейший опыт создает фон, на котором выделяется незнакомое.

5. Процесс обучения, благодаря которому сужается диапазон раздражителей, вызывающих реакцию следования у выводковых птиц, был назван «запечатлением», но это нельзя считать особой формой обучения. Оно происходит только в течение определенного чувствительного периода; этот период заканчивается, в частности, из-за того, что птицы начинают избегать незнакомых объектов.

6. У многих видов опыт играет важную роль в определении объектов, на которые будет направлено общественное, половое и родительское поведение взрослых особей. Однако прежняя точка зрения, согласно которой объект половых реакций у взрослых выводковых птиц определяется в результате запечатления и не зависит от последующего опыта, до сих пор не подтверждена.

Г Л А В А 22

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МОТИВАЦИИ

22.1. ХАРАКТЕР ПРОБЛЕМ

Многие виды активности, отмечаемые у молодых животных, часто возникают у них совершенно независимо от тех мотиваций, с которыми эти виды активности связаны у взрослых особей (см., например, [1123, 1124]). Так, когда птенцы большой синицы впервые начинают клевать мелкие предметы, находящиеся на контрастном фоне, это чаще всего бывает, когда они не голодны; если же птенцы хотят есть, то они выпрашивают корм у родителей. Через неделю или две у них появляются элементы репродуктивного поведения — фрагменты подпесни, элементы гнездостроительного поведения, характерного для спаривания, которые, по-видимому, не связаны с мотивационными факторами, контролирующими эти виды активности у взрослых птиц. Аналогично различные виды игрового поведения молодых животных — драки, охота, строительство гнезда — практически не зависят от тех мотивационных факторов, с которыми они впоследствии будут связаны. В самом деле, один и тот же двигательный акт у молодых и взрослых животных может относиться к разным причинным и функциональным системам. Примером могут служить цихлидовые рыбы *Etroplus maculatus.* Мальки этих рыб часто подплывают к родителю и скользят или толкутся у его бока. Такое поведение связано с глотанием: молодь обирает слизь с родителей. У мальков это поведение всегда направлено к более крупной особи, чем они сами; у взрослых же рыб такая активность служит элементом брачного поведения и направлена на особь того же размера [2496]. При анализе подобных случаев становится очевидным, что, когда речь идет об исследовании развития, такие функциональные категории, как пищевое поведение, драки, половое поведение и т. д., могут дезориентировать в еще большей мере, чем при изучении причинных факторов, непосредственно определяющих данное поведение.

Различные стадии, через которые в своем развитии может проходить мотивация видоспецифичных форм поведения, мы иллюстрируем на примере развития агрессивного поведения у банкивского петуха. Когда цыплятам всего около недели, у них среди прочих движений встречаются подскоки и прыжки, которые иногда приводят к столкновению двух особей. Примерно через неделю такие подскоки уже четко направлены к другим особям, причем столкновения учащаются, птицы бьются грудь о грудь. Угрозы при сближении, подскоки, агрессивные клевки и удары ногами появляются на 8—9-й, 9—12-й, 10—20-й и примерно на 21-й день после вылупления из яйца соответ-

ственно. На этой стадии, по-видимому, драки и передвижение контролируют одни и те же факторы; известно, что чаще всего дерутся наиболее активные цыплята, а кроме того, и драки, и двигательная активность усиливаются после периода изоляции. Имеются данные, что факторы, контролирующие пищевое поведение, влияют также на агрессивность: известно, что не только организация клевательных движений при агрессии и еде весьма сходна, но и что агрессивное клевание во время драк чаще наблюдается не у голодных, а именно у сытых цыплят, хотя сами драки происходят у них не чаще обычного.

Примерно через три недели драки становятся более интенсивными и чаще сопровождаются агрессивным клеванием. Вероятно, в результате сильной тактильной стимуляции при столкновениях вид партнера начинает вызывать реакцию не только нападения, но и бегства. Драка сопровождается двойственной мотивацией — животное стремится как к нападению, так и к бегству (гл. 16); поэтому во время стычек можно увидеть различные, не относящиеся явно к агонистической ситуации движения, например потряхивание головой и чистку оперения (см. разд. 17.7).

Приблизительно к началу пятой недели драку начинает вызывать близость другой особи. Стычки особенно часто возникают также после состояния тревоги и после чистки оперения или еды. В период с 50-го по 80-й день жизни соответствующие внутренние состояния становятся, очевидно, более устойчивыми и продолжительными; они возникают до драки и сохраняются после ее прекращения. На это указывает появление таких новых амбивалентных актов поведения, как «боковые демонстрации» и «вальсирование». При дальнейшем развитии происходит изменение относительной роли тенденций к нападению, бегству и половому поведению и агрессивность становится более независимой от тех факторов, которые контролировали ее у цыплят. Например, через 6 мес агрессивность, очевидно, уже не связана с общим уровнем двигательной активности [1411]. Таким образом, процесс развития поведения проходит через стадию интеграции и взаимодействия причинных факторов и двигательных актов, первоначально не зависевших друг от друга.

Роль опыта общения с сородичами в развитии поведения достаточно сложна. У домашних цыплят агрессивность, направленная на сородичей, появляется позднее, чем агрессивное поведение, направленное на незнакомый движущийся объект; весьма возможно, что такая задержка вызвана привыканием [667]. У банкивского петуха опыт общения с другими особями также может оказать отрицательное влияние на драчливость: недельные цыплята, выращенные в изоляции, более драчливы, чем цыплята, выращенные в группе. Однако групповой опыт может играть и положительную роль, способствуя ознакомлению цыплят с раздражителями, которые должны вызывать нападение. Цыплята, выращенные в изоляции, начинают «сражаться» с собственным хвостом, вероятно потому, что это единственный доступный перемещающийся объект ([1411]; см. также [58]).

Такие изменения отчасти зависят от процессов созревания, в том числе от изменений в самой центральной нервной системе. Постепенно возрастающее вовлечение передних отделов центральной нервной системы в реакции куриного эмбриона на внешнее раздражение [1917] или в механизмы мочеиспускания у кролика [310] связано с изменениями центральной нервной системы, происходящими в процессе развития. Но даже эти изменения не могут не зависеть от внешних воздействий; таким образом, чтобы выяснить, какие изменения связаны с развитием, необходимо исключить взаимоотношения развивающегося организма с внешней средой. Иногда удается достичь успеха экспериментальным путем. Например, умерщвление кошками грызунов в норме есть следствие естественного опыта, в результате которого у кошек формируются видоспецифичные реакции: наблюдение за движущимся объектом, преследование, укусы и т. д. Между тем в зависимости от опыта, полученного в раннем возрасте, кошки могут или убивать мышей, или не обращать на них внимания, или даже играть с ними [1427]; следовательно, соответствующим изменением индивидуального опыта можно изменить естественный ход развития. Анализ таких случаев порождает множество вопросов, относящихся к проблеме развития. Каковы в действительности те процессы, в результате которых пищевое и половое поведение, бегство и драки появляются в состоянии соответствующей мотивации и при наличии соответствующих раздражителей? До сих пор мы располагаем лишь разрозненными фактами, которые нельзя свести в стройную систему. В самом деле, даже просто описания процесса развития отдельных форм поведения встречаются редко (гл. 18), да и на основании немногочисленных имеющихся детальных исследований можно прийти только к следующему выводу: ничего определенного о том, какие характеристики реакций зависят от опыта, а какие не зависят от него, сказать нельзя. Например, у самцов крыс с 105-го по 138-й день жизни происходит изменение различных характеристик полового поведения: частота эйякуляций в 1 ч увеличивается, число интромиссий, необходимых для достижений эйякуляции, уменьшается, уменьшается и постэйякуляторный латентный период. Оказалось, что последняя характеристика зависит от предшествующего опыта спаривания, а остальные зависят не от опыта, а от возраста животного [1447].

Некоторые процессы, с которыми мы знакомимся, изучая развитие поведения, принципиально отличаются от известных нам процессов у взрослых животных. По этому вопросу Шнейрла высказал ряд предположений (см. разд. 21.2); с другими мы познакомимся позднее (см. разд. 22.2). Целесообразно задать вопрос, в какой мере те процессы, которые были изучены у взрослых животных, могут помочь нам объяснить изменения, происходящие в процессе развития молодых животных. Например, было показано, что у взрослых животных соответствующим положительным подкреплением в инструментальной ситуации можно усилить частоту появления видоспецифичных форм поведения, в частности криков у волнистых попугайчиков [802]

и различных млекопитающих, а также чистку оперения у голубей ([380, 1437, 1829] и цитированная литература). Известно, кроме того, что раздражители, вызывающие видоспецифичное поведение, могут служить подкреплением при выработке инструментальной реакции. Такое подкрепление может быть как положительным, например вид соперника для сиамской бойцовой рыбки *Betta splendens* или бойцового петуха ([2358]; см. также [813, 1103, 2358—2360]), песня для самца зяблика, *Fringilla coelebs* [2292, 2293], возможность умертвить мышь — для крыс, убивающих мышей [1824], так и отрицательным, например крик тревоги для зяблика [2361]. До сих пор, однако, сравнительных исследований на молодых животных почти не проводилось (см., однако, работы Бэйтсона и Риза [173], описанные в разд. 21.5), и настоятельно необходимо исследовать, какова роль аналогичных процессов у молодых животных.

Мы попытаемся наглядно продемонстрировать характер возникающих проблем, рассмотрев некоторые функциональные категории поведения.

22.2. ИЗБЕГАНИЕ, БЕСПОКОЙСТВО И ЭМОЦИОНАЛЬНОСТЬ

В этом разделе мы рассмотрим комплекс актов поведения, в который входят реакции страха и избегания при виде хищника или соперника или в незнакомой обстановке, «беспокойство» или «эмоциональность» в незнакомой ситуации и т. д. Тот факт, что эти типы поведения рассматриваются вместе, ни в коем случае не означает их взаимосвязи в процессе развития (см. разд. 15.6). Здесь перед нами проблема, вся сложность которой стала очевидной лишь в последнее время; ведь развитие даже наиболее тесно связанных реакций может быть различным. Например, у цыплят диких банкивских кур реакция избегания сильных звуковых и тактильных раздражителей появляется непосредственно после вылупления цыпленка из яйца, тогда как реакция избегания зрительных раздражителей развивается значительно позднее. Более того, реакции избегания, вызванные раздражителями этих трех модальностей, различаются по своему характеру; молчаливое быстрое бегство нельзя вызвать тактильной стимуляцией и очень редко можно вызвать зрительной, а бегство, вызванное звуком, не обязательно направлено от источника раздражения [1411].

Хотя детальных исследований по этому вопросу почти не проводилось, очевидно, что реакции страха и избегания развиваются постепенно как до, так и после вылупления из яйца или рождения. У цыплят реакции беспокойства в ответ на охлаждение появляются еще до вылупления из яйца, так же как и реакция неподвижности при достаточно интенсивном раздражении, однако после вылупления из яйца цыплята не реагируют, не считая мигательного рефлекса, на раздражители, которые впоследствии будут вызывать у них реакции страха и избегания. Реакции на сильный звук, на зрительные или болевые раздражители усиливаются у них, пока не достигнут некото-

рой постоянной величины через несколько дней после вылупления [1927]. Аналогичные изменения характерны и для других выводковых птиц [1411, 2096]. Однако конкретный процесс развития этих изменений во времени проследить очень трудно ввиду сложности реакций страха и влияния на их развитие внешних факторов (см. разд. 22.2).

У млекопитающих реакции на «неприятный» раздражитель также появляются уже в момент рождения или непосредственно после него; они могут быть вызваны болью, понижением температуры и т. д. Боязнь новых зрительных раздражителей появляется значительно позднее — у собак примерно на 2-й неделе, у обезьян на 3-й, а у детей — в возрасте полугода. Как у детенышей млекопитающих, так и у птенцов стимулы, исходящие от матери, могут ослабить реакцию страха; первое время решающая роль принадлежит тактильному контакту, позднее бывает достаточно и одного вида матери [344, 345].

Как отмечалось ранее в иной связи, ориентировочная реакция и избегание могут быть вызваны несоответствием между знакомой ранее и воспринимаемой в данный момент ситуацией. Таким образом, главную роль в развитии этих реакций играет привыкание [1927, 2096]. Известно сообщение, что у цыплят, которых до вылупления из яйца интенсивно освещали, поведение избегания непосредственно после вылупления проявлялось в меньшей степени, чем у цыплят, инкубация которых проходила в темноте, причем это различие приписывалось адаптации к общему суммарному уровню стимуляции [588].

Привыкание в свою очередь может оказать глубокое и далеко идущее влияние, которое становится очевидным, когда возможность к привыканию отсутствует. Птицы, выращенные в условиях частичной или полной изоляции или же в среде с теми или иными ограничениями, в отличие от нормальных особей не только проявляют больший страх перед сородичами [1300], но и чаще проявляют реакцию избегания незнакомых объектов или ситуации (см., например, [1077, 2096, 2109]). Их общественное поведение также резко отличается от соответствующего поведения нормальных особей; так, у цыпленка, выращенного в группе, а затем помещенного в одиночестве в необычную обстановку, при предъявлении ему зеркала число криков неудовольствия сразу же уменьшается, а у цыпленка, выращенного в изоляции, при предъявлении зеркала число криков, напротив, увеличивается ([1301]; см. также [1661]). Сходные результаты были получены на щенках ([741; см. также ниже) и котятах [2047]. Вызывает удивление (впрочем, см. разд. 22.4) тот факт, что повышенная боязливость выращенных в изоляции животных впоследствии может смениться необычной агрессивностью. Круйт [1411] обнаружил, что у банкивских петухов, выращенных в условиях зрительной изоляции от сородичей, сначала резко выражено поведение избегания, однако затем они становятся очень агрессивными по отношению к человеку и даже... к собственному хвосту.

Аналогичные явления известны и у приматов. У шимпанзе, выращенных в умеренно обедненной среде, наблюдается, особенно примерно в 2-летнем возрасте, выраженное избегание новых объектов [1705]. Макаки-резусы, выращенные до 6 мес или до года в полной изоляции, когда их впервые освободили, испытывали сильнейший испуг, и у них наблюдались глубокие нарушения многих сторон поведения; нормальное общественное поведение у этих обезьян так и не развилось [927]. Неясно, однако, действительно ли эти явления вызваны только выращиванием в обедненных условиях в раннем возрасте. В большинстве исследований не было сделано попытки отделить влияние разного рода ограничений от влияния выращивания без матери. Мензел [1703] считает, что некоторые нарушения обусловлены именно последним фактором (см. также разд. 26.3). Однако обеднение среды, разумеется, также немаловажно. Мэсон и Спонхольц [1674] обнаружили, что у макак-резусов, помещенных в условия полной изоляции, отмечается более интенсивная реакция страха, чем у животных, которым позволяли видеть своих сородичей; поскольку в обеих группах обезьяны были лишены контакта с матерью, возможно, что отмеченное различие было вызвано именно обеднением обстановки у животных первой группы. Вероятно, определенную роль здесь играют оба фактора, хотя их влияние опосредуется через разные механизмы; присутствие матери, помимо всего прочего, благоприятно сказывается на восприятии детенышем незнакомых раздражителей и тем самым влияет на природу и количество воспринимаемой младенцем стимуляции. Можно также говорить о взаимодействии этих двух факторов, поскольку, судя по некоторым данным, у млекопитающих изоляция от матери связана с непрерывно возрастающей реактивностью на новые зрительные раздражители (см. обзор Бронсона [344, 345]).

Помимо привыкания, важную роль в развитии поведения избегания и страха играют условные рефлексы. Особое значение в развитии поведения в раннем возрасте у многих млекопитающих имеет формирование условных рефлексов на раздражители, связанные с сигналами тревоги, которые издают родители или другие взрослые животные. Может быть, именно поэтому обезьяны, выросшие в естественных условиях, реагируют на предметы, напоминающие змею, гораздо интенсивнее, чем обезьяны, выращенные в лаборатории [1280]. О реакциях на раздражители, которые вызывают страх независимо от предшествующего опыта, мы уже упоминали (см. разд. 21.3). Кроме того, жизненно важную роль может играть опыт общения с другими особями того же вида: если молодые мыши подвергались нападению более агрессивных особей, то у них возникает тенденция реагировать на нападение отступлением ([1289]; см. также [249] и литературу, цитированную в разд. 22.4).

Используя понятие «страх» как промежуточную переменную, Миллер показал, что животные легко обучаются реакциям, уменьшающим страх. Например, крысы, чтобы выбраться из камеры, в которой

им наносились удары электрическим током, будут обучаться нажимать на рычаг или вращать колесо. Оценивая пригодность гипотезы «снижения побуждения» для объяснения этого явления, Миллер [1739] предположил, что камера вызывает страх вследствие того, что ранее на нее выработались соответствующие условнорефлекторные реакции. Нажатие на рычаг или поворот колеса подкрепляются ослаблением страха в результате бегства из камеры (см. также [360, 1290]). Многие виды поведения, начиная от нервного тика у невротиков до сложных высших форм активности у человека, также пытались объяснить возникновением внутреннего страха или беспокойства [357, 358]. Однако попытки связать «страх» как промежуточную переменную с определенными вегетативными состояниями не увенчались особым успехом (см., например, [2191]).

Теперь поговорим о последствиях реакции избегания. Раздражители, вызывающие эту реакцию, могут вызвать не только непосредственную поведенческую реакцию, но и сложные внутренние изменения, в том числе вегетативные, которые оказывают довольно длительное влияние на поведение. Если такие раздражители вызывают болезненные ощущения, то внутренние изменения могут выражаться в язвенных поражениях желудка, в изменении ритма сердечных сокращений и т. д. Серьезность этих изменений может зависеть от предсказуемости появления соответствующего раздражителя и возможности его избегать (см., например, [1747], а также разд. 17.6).

Насколько сложны и глубоки могут быть последствия строгого ограничения опыта в раннем возрасте, наглядно демонстрируется исследованиями Мельзака и Скотта [1700]. Собак до наступления половой зрелости выращивали в условиях резкого ограничения поступающей сенсорной информации, причем болезненные воздействия были практически исключены. Впоследствии такие животные обучались избегать различных болезненных раздражений (прижигание носа, электрическое раздражение и т. д.) гораздо хуже, чем собаки, выращенные в более нормальных условиях. Первоначально такие подопытные собаки вовсе не проявляли реакции избегания, много раз обжигались о горящую спичку, ударялись головой о водопроводные трубы и т. д. После освобождения из помещения, в котором собаки были изолированы, у них, кроме того, проявлялась повышенная общая активность, отсутствие избирательного внимания к внешним раздражителям. Они гораздо хуже выполняли отсроченные реакции по сравнению с нормальными собаками и в группе обычно занимали подчиненное положение. Мельзак [1698] считает, что такое поведение объясняется неадекватным отбором информации, в результате чего возникает повышенная активация центральной нервной системы. В пользу этой точки зрения говорят данные, полученные при изучении поведения нескольких гончих, содержавшихся в условиях строгой сенсорной изоляции. У этих собак после освобождения наблюдались не только резкие нарушения поведения, но и более заметные, чем у контрольных животных, изменения ЭЭГ, указывающие на вы-

сокий уровень активации. Мельзак подчеркнул, что сходные результаты наблюдаются в том случае, когда выращенных на свободе собак помещают в клетки. Таким образом, поведение животных, выращенных в условиях ограничения внешних воздействий, отличается от поведения нормальных животных только количественно. В обоих случаях предшествующий опыт не может помочь животным приспособиться к радикальным изменениям среды.

Для того чтобы объяснить стойкость нарушений поведения у собак и обезьян после снятия жестких сенсорных ограничений, требуется, по-видимому, ввести дополнительные принципы, помимо тех, которые мы рассмотрели. Фуллер и Кларк [752, 753], в частности, предположили, что первая эмоциональная реакция на снятие ограничений заставляет собаку забиться в угол или выполнить какую-либо аналогичную реакцию, которая не обеспечивает приспособления к новой ситуации, но эта реакция может получить подкрепление. В поддержку этой точки зрения Фуллер и Кларк приводят обнаруженный ими факт, что при определенных условиях хлорпромазин может способствовать нормализации общения с другими особями после изоляции, тогда как контакт с различными предметами или со щенками в период изоляции такого действия не оказывает. Вполне возможно, что механизм, о котором говорят Фуллер и Кларк, может играть определенную роль, однако приводимые ими данные едва ли свидетельствуют о том значении, которое они ему придают.

До сих пор мы рассматривали явления, которые в большинстве своем укладывались в широкое, но общепринятое определение обучения. Однако проведенные в последнее время исследования развития поведения млекопитающих показали, что тривиальные на первый взгляд аспекты опыта в раннем возрасте могут оказывать глубокое влияние на последующее поведение. Хотя это влияние выявляется в тестах на обучение, оно, вероятно, осуществляется при помощи совершенно иных механизмов.

Бернштейн [242] обнаружил, что простое приучение к рукам молодых крыс улучшает их последующее поведение в Т-образном лабиринте. Хант и Отис [1192] оценивали влияние различных способов обращения с животными в раннем возрасте — ежедневное приучение к рукам сытых или голодных крысят, ежедневное раздражение электрическим током и т. д. — на готовность взрослых крыс выходить из клеток на открытую дорожку, когда они испытывают чувство голода; контрольных животных не брали в руки. Оказалось, что между экспериментальными животными различных групп никаких различий нет, тогда как контрольные (которых не брали в руки) животные выходили из своих клеток значительно неохотнее, чем крысы из любой экспериментальной группы. Возможно, таким образом, что «болезненная» стимуляция в детском возрасте приводит к снижению «эмоциональности» у взрослых животных.

В экспериментах с крысами Левин (см., например, [1502, 1503, 1508]) показал, что «стимуляция в раннем возрасте приводит к тому,

что организм реагирует при столкновении с новой ситуацией более эффективно, или, иными словами, проявляет менее выраженную эмоциональную реакцию на такие новые раздражители...» В проводившихся ранее экспериментах применялись такие раздражения, как приучение к рукам по несколько минут в день или слабые удары электрическим током, наносимые от рождения до прекращения вскармливания (приблизительно на 21-й день). Реакция оценивалась по дефекации и времени затаивания в открытом поле, по количеству воды, выпитой в состоянии жажды и т. д. Впоследствии другие исследователи использовали иные показатели поведения и иные оценки, например время выживания без воды и пищи (ненужно жестокий эксперимент) или продолжительность периода выживания при воздействии известных патогенных агентов. Наиболее подходящий для стимуляции возраст — первые недели жизни, хотя то, какой период окажется оптимальным, сильно зависит от таких факторов, как интенсивность и условия стимуляции, выбранные для изучения зависимые переменные и опыт животного в период между окончанием стимуляции и проведением теста. Поэтому, по-видимому, не имеет особого смысла говорить о каком-то одном критическом для стимуляции периоде [544, 545, 1715, 2254]. Результаты подобных экспериментов сейчас получили всеобщее признание, хотя и с некоторыми оговорками [334, 1624].

Многие из этих результатов объяснялись исходя из влияния опыта в раннем возрасте на «эмоциональность», которая не четко определена, но обычно оценивается по дефекации и отсутствию двигательной активности в тесте открытого поля. Как и многие другие широко используемые концепции, концепция «эмоциональности» весьма расплывчата. Различные параметры, по которым оценивают эмоциональность, не всегда достаточно коррелируют между собой (см., например, [1895]); кроме того, одни и те же изменения в раннем возрасте могут влиять на них по-разному [539, 540, 555]. Далее, хотя эмоциональность, условно оцениваемая с помощью теста открытого поля по дефекации и двигательной активности, должна была бы, по мнению сторонников теории активации, положительно коррелировать с частотой сердечных сокращений, на самом деле наблюдалось как раз обратное [2246]. Кроме того, в исследованиях, в которых процесс развития контролировался, было показано, что дефекация в ситуации, вызывающей беспокойство, может или уменьшаться, или увеличиваться в зависимости от индивидуальной истории развития каждой особи [2409]. В связи со всеми этими фактами ценность концепции эмоциональности вызывает обоснованные сомнения (см. также [756]). Однако трудности отчасти вызваны недостаточно четким определением понятия «эмоциональность». Уимби и Дененберг [2565] изучали влияние на крыс таких переменных, как приучение матери к рукам, приучение крысят к рукам, условия содержания до и после прекращения вскармливания; когда крысята выросли, их подвергли целому ряду тестов. После того, как полученные результаты были подвергнуты факторному анализу (см. разд. 16.3), оказалось, что дефекация была тес-

но связана с фактором, названным впоследствии «эмоциональностью», тогда как двигательная активность была связана как с фактором «эмоциональность», так и с фактором «исследование». Кроме того, в тесте открытого поля в первый день опыта между двигательной активностью и дефекацией наблюдалась положительная корреляция, тогда как в последующие дни эта корреляция становилась отрицательной. Измерения «активности» в том случае, если природа этой активности неизвестна, могут лишь привести к противоречиям. Таким образом, исследования Дененберга и Уимби дали концепции эмоциональности, как мы ее здесь понимаем, значительно более прочное, чем раньше, основание.

Какие же воздействия необходимы в детском возрасте для того, чтобы их влияние сказалось на эмоциональном поведении взрослых животных? В целом ряде экспериментов с грызунами (см., например, [557]) было показано, что приучение к рукам в детском возрасте по несколько минут ежедневно вызывает такие же последствия, как и электрическое раздражение. Некоторые исследования позволяют предположить, что дело здесь в основном не в том, что животное берут в руки, а в связанных с этим изменениях температуры [1198, 2108]. В других экспериментах было, кроме того, показано, что простое покачивание клетки или перемещение ее по лаборатории так же эффективно снижает эмоциональность, как и приучение к рукам. Эффективность столь различных методов воздействия говорит о том, что количество и качество стимуляции не имеют существенного значения. Однако Дененберг, Шелл и др. [555] обнаружили, что если выращивать животных в *тихом* помещении, то это может вызвать такие же последствия, как и приучение к рукам в раннем возрасте. Вес у приученных к рукам до прекращения вскармливания крыс был меньше, чем у неприучавшихся; точно так же крысы, которых содержали в тихом помещении, весили меньше, чем те, которые росли в шумном помещении. Кроме того, двигательная активность, определенная в тесте открытого поля у приучавшихся к рукам животных, была больше, а у воспитанных в шумной комнате меньше, чем у соответствующих контрольных крыс. Далее, очень интенсивная стимуляция в детстве ведет к увеличению, а не к уменьшению эмоциональности [1530]. Белл и Дененберг [224], работавшие с мышатами, исследовали влияние электрического раздражения в раннем детстве на обучение реакции избегания и на поведение в тесте открытого поля. Они показали, что при умеренной стимуляции в детском возрасте взрослые животные лучше справляются с некоторыми задачами на обучение. Оптимальная величина наносимого в детстве электрического раздражения зависит от возраста, в котором животное подвергалось этому раздражению; таким образом, здесь можно говорить, по-видимому, не об одном, а о нескольких чувствительных периодах в зависимости от интенсивности раздражения и других переменных (см. также [1625]).

Данные экспериментов по выявлению зависимости между стимуляцией в раннем возрасте и эмоциональностью или способностью вы-

полнять различные задачи у взрослых животных не позволяют сделать простых обобщений. Деиенберг [542] предположил, что стимуляция в раннем возрасте впоследствии приводит к постепенному монотонному уменьшению эмоциональности, зависимость же между стимуляцией в детском возрасте и способностью взрослых животных выполнять задачи средней трудности, связанные с отрицательным раздражением, можно представить в виде графика, представляющего собой перевернутую U-образную кривую. Дененберг предположил, что графики зависимости между интенсивностью стимуляции в дет-

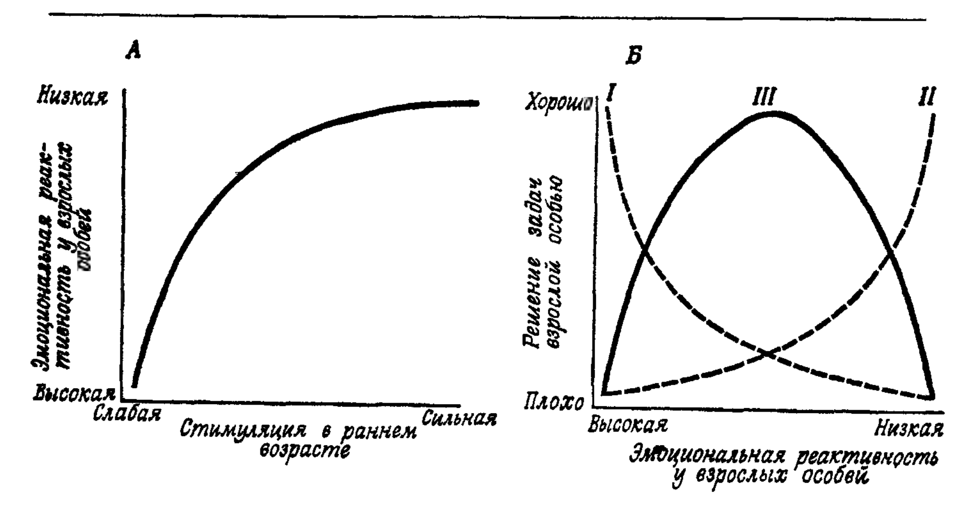


Рис. 172. Теоретическая зависимость между величиной стимуляции в раннем возрасте и эмоциональностью взрослого животного (*А*) и между способностью к решению задач различной трудности (*I* — легкие; *II* — умеренной трудности; *III* — трудные) взрослым животным и уровнем его эмоциональности (*Б*) [542].

ском возрасте и способностью к выполнению трудных и легких задач у взрослых животных изменяются монотонно, но имеют противоположный наклон (рис. 172). Гоулдмен [811], однако, считает, что гипотеза Дененберга о монотонном изменении этих показателей справедлива лишь в ограниченных пределах; она полагает, что зависимость эмоциональности от стимуляции в детском возрасте выражается нелинейной функцией. Это объяснило бы эксперименты, в которых крысы, получавшие в детском возрасте электрические раздражения, характеризовались такой же эмоциональностью, как и контрольные, которых не брали в руки (см. также [2, 1006, 1848]), или даже меньшей. Это может также объяснить колоколообразную кривую зависимости между стимуляцией в детском возрасте и способностью выполнять задачи у взрослых крыс; единственное допущение, которое при этом приходится сделать, сводится к тому, что выполнению связанных с

отрицательной мотивацией задач препятствует высокий уровень эмоциональности.

У крыс последствия стимуляции в раннем возрасте чрезвычайно разнообразны. У животного, подвергнутого соответствующим воздействиям, открываются раньше глаза, шерсть растет быстрее, вес к моменту прекращения вскармливания может быть больше или меньше, чем у контрольных (в зависимости от условий стимуляции и от того, какая линия крыс была использована), вес во взрослом состоянии больше, наблюдается более раннее созревание системы гипоталамус — гипофиз — кора надпочечников, увеличивается вес подкорковых структур мозга, отмечается более ранняя миелинизация центральной нервной системы, чем у животных, не подвергавшихся стимуляции [1503, 1504, 1507, 2326]. Влияние такой стимуляции на развитие мозга оказывается весьма сложным. Альтман и др. [24] обнаружили, что приучение к рукам вызывает «инфантилизацию», однако отметили, что это может привести к увеличенной способности к адаптации во взрослом состоянии. При этом оказываются затронутыми многие аспекты поведения, в частности появление сложных двигательных актов, восприятие, исследовательское поведение и обучение [540, 552, 766, 1625]. У детей зрительное внимание, по-видимому, зависит от предшествующей неспецифической стимуляции [2567].

На основании всех этих фактов было высказано предположение, что в результате действия в раннем возрасте различных видов стимуляции, которые использовались в этих исследованиях, возникает какое-то общее изменение, приводящее далее к самым различным последствиям. Было выдвинуто предположение, что происходят изменения в коре головного мозга [302] и в функционировании нервной системы в целом [1466]. Поскольку стимуляция на ранних этапах развития влияет на реактивность в новых или вызывающих страх ситуациях, при этом должна, вероятно, затрагиваться адрено-гипофизарная система. Было установлено (см., например, [546]), что у новорожденных крысят при действии разнообразных стресс-факторов, в том числе и приучения к рукам в стандартных условиях, повышается уровень кортикостерона в надпочечниках и плазме крови. Левин [1501, 1503] сравнивал реакции коры надпочечников у взрослых крыс, подвергавшихся и не подвергавшихся в детском возрасте воздействию стресс-ситуаций. В общем полученные результаты подтверждают точку зрения, согласно которой животные, не получавшие стимуляции в детском возрасте, более реактивны к неприятным воздействиям, поскольку их надпочечники через 24 ч после опыта весили больше, чем у контрольных. Однако у животных, подвергавшихся стимуляции в детском возрасте, уровень кортикостероидов в крови после электрического раздражения возрастал быстрее, чем у контрольных животных, а в первые 15 мин после раздражения отмечалось усиленное выделение этих гормонов (см. также [906]). Таким образом, стимуляция в детском возрасте, по-видимому, затрагивает именно реакции на ситуации, связанные со стрессом. Поведение животных, не подвер-

гавшихся стимуляции в раннем возрасте, в неприятных для них ситуациях было менее адаптивным; в частности, это выражалось в том, что в отличие от стимулированных животных они проявляли пониженную чувствительность к действию болезненных раздражителей, например ударов электрическим током, но зато интенсивнее реагировали на такие относительно безопасные ситуации, как тест открытого поля.

Левин и Муллинс [1509] предположили, что, поскольку приучение к рукам вызывает у детенышей изменение концентрации кортикостероидов, оно изменяет тем самым систему, контролирующую секрецию этих гормонов, так что у взрослых животных становится возможным изменение их концентрации. Дененберг и Хальтмейер [547] обнаружили, что после прекращения вскармливания уровень кортикостерона в плазме крысенка уменьшается пропорционально числу дней приучения к рукам — результат, согласующийся с предположением Дененберга о монотонной зависимости между временем приучения к рукам и эмоциональностью (см. выше). Однако другие исследователи не обнаружили достоверной зависимости между поведением в тесте открытого поля и содержанием кортикостероидов в крови [3]. Поэтому нельзя утверждать, что связь между активностью надпочечников и проявлениями эмоциональности в поведении четко установлена. Впрочем, противоречивость экспериментальных данных, несомненно, отчасти объясняется различиями использованных экспериментальных методов, а также неадекватностью методов оценки активности (см. выше).

Изменения эмоциональности у взрослых животных, связанные со стимуляцией в детском возрасте, могут возникать и не в результате прямого воздействия на детеныша, а из-за беспокойства матери; большинство экспериментаторов смешивают эти две причины. Известно, что даже воздействия, оказываемые на мать во время беременности, могут отразиться на последующем поведении потомства. Де Фриз и др. [525, 526] пересаживали яичники от мышей двух разных линий гибридам первого поколения; таким образом они получали инбредное потомство, выношенное либо гибридными, либо инбредными матерями. Различия в физиологии материнских организмов значительно сказались на весе тела потомства и почти не отразились на поведении в тесте открытого поля. Воздействие стресс-ситуации во время беременности может привести к более серьезным последствиям и соответственно к большей эмоциональности потомства [525, 526, 608, 1087, 2366, 2368].

Характеристики физиологических процессов материнского организма могут повлиять также на развитие поведения потомства в постнатальный период. Например, Ресслер [1990] показал, что связанные с генотипом признаки приемных родителей могут оказать воздействие на зрительное исследовательское поведение, вес тела и жизнеспособность мышей двух генетических линий в постнатальный период.

Эффекты, вызванные стимуляцией как в пренатальный, так и в постнатальный период развития, могут взаимодействовать друг с другом. Исходя из этого, Дененберг и Мортон [551] попытались оценить, как влияют на эмоциональность у взрослых животных различия в переменных, связанных с общением между особями и с влиянием среды в детстве. Они обнаружили, что то неблагоприятное влияние, которое оказывает на эмоциональное поведение взрослых животных недостаток стимуляции в раннем возрасте, можно преодолеть, помещая такое животное после прекращения вскармливания в очень обогащенную среду; если же выращивать таких животных вместе с контрольными неэмоциональными животными, подвергавшимися стимуляции в раннем возрасте, то это только усугубит «ущербность» первых. Кроме того, чем больше эмоциональность матери (см., например, [1884]), тем больше обычно эмоциональность ее потомства. Эксперименты, в которых детенышей из одного помета распределяли между разными матерями, показали, что, хотя эффект не определяется генетическими факторами, влияние матери сказывается как до, так и после родов (см. также [1980]). Фактически влияние в этом случае взаимное — эмоциональность потомства отражается также на эмоциональности матери (см. также [144]). Таким образом, очевидно, что хотя стимуляция, например ежедневное приучение детенышей к рукам, снижает впоследствии эмоциональность у взрослых особей и хотя действие стимуляции особенно эффективно в первые несколько дней после рождения, тем не менее другие внешние факторы, действующие как до, так и после этого периода, также могут влиять на последующую эмоциональность.

Влияние стимуляции в раннем возрасте может передаваться через поколения. Дененберг и Уимби [557, 558] обнаружили, что стимуляция самки крысы в раннем возрасте отражается на весе тела ее потомства к моменту прекращения вскармливания, а также на поведении ее детенышей в тесте открытого поля во взрослом состоянии. Эти эффекты определяются влиянием матери на плод, а также отношениями между матерью и детенышами в постнатальный период. Аналогично Ресслер [1991] обнаружил, что выполнение инструментальных реакций мышью зависит от того, к какой линии принадлежали ее бабушки и дедушки, бывшие приемными родителями ее матери, а Левин [1506] показал, что приручение матери может влиять на реакцию коры надпочечников на стресс у крысят в момент прекращения вскармливания, так же как и приучение к рукам самих крысят в раннем возрасте.

Большинство экспериментов, в которых выяснялось влияние приучения к рукам в раннем возрасте, проводилось на крысах и мышах. Сходные результаты были получены и на других видах, например на собаках и кошках ([729, 730, 1691] и список литературы в [1502]). Однако переносить выводы, сделанные на основании исследований животных одних линий или видов, на другие следует с большой осторожностью.

Например, в одном эксперименте Дененберга и Караса [549] взрослые мыши, которые подвергались стимуляции в раннем возрасте, оказались не более, а *менее* устойчивыми в условиях полного лишения пищи и воды, чем нестимулированные мыши. Кинг и Элефтериу [1344] подвергали хомячков *(Peromyscus)* двух видов стимуляции в раннем возрасте. Когда их, уже взрослых, обучали реакции избегания в камере Скиннера, оказалось, что у особей одного вида стимуляция в раннем возрасте привела к улучшению выполнения этой задачи, а у другого — к ухудшению. Аналогичные случаи влияния генетических факторов на последствия стимуляции в раннем возрасте были обнаружены и другими исследователями (см. обзор [1502]). В некоторых случаях генетически обусловленные различия во влиянии ранней стимуляции могут быть связаны с различиями в скорости развития. Дальнейшие исследования по этому вопросу обсуждаются в обширном обзоре Белла [223]. Несмотря на то что эти работы свидетельствуют о существовании межвидовых различий, они указывают новые пути, позволяющие исследовать влияние особенностей отношений матери и потомства, а также влияние воспитания без матери на последующее поведение у человека [308] и обезьян [923, 2259].

Мы покажем далее, что опыт общения с неодушевленной средой и с другими особями может влиять на последующее поведение, связанное с реакциями страха и избегания, а также на эмоциональность через посредство разнообразных механизмов. Последствия этого влияния могут далее затрагивать почти все стороны поведения, и об этом всегда следует помнить при изучении влияния внешних воздействий на развитие.

22.3. РАННИЙ ОПЫТ И ЯВЛЕНИЕ ФАЗОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У САРАНЧИ

Один из наиболее ярких случаев общего влияния опыта на ранних стадиях — одиночная и стадная формы у саранчи *(Schistocerca gregaria)*. Эти две формы резко различаются по окраске, морфологии и поведению; в свое время считалось даже, что это разные виды. Между тем различия в данном случае в огромной степени определяются ранним опытом. Если в лабораторных условиях одиночных личинок собрать в группу, то они начинают изменяться и превращаются в стадную форму и, наоборот, если стадных личинок содержать в изоляции, то они превращаются в одиночную форму.

В естественных условиях у личинок проявляется стремление образовывать скопления отчасти вследствие тенденции взбираться на растения, чтобы погреться на солнце, отчасти из-за того, что их привлекает вид сородичей (см. разд. 5.3). Когда плотность популяции становится достаточно высокой, начинаются изменения в поведении: личинки становятся более активными, на близость другой особи они реагируют уже не отступлением, как раньше, а дальнейшим

приближением, тактильным исследованием и т. д. Коль скоро такая тенденция к группированию возникла, она уже не может исчезнуть. Благодаря положительной обратной связи скопление может достичь такой плотности, что личинки из одиночной формы переходят в стадную. Возросшая активность насекомых ведет к тому, что стая начинает мигрировать.

Хотя течение развития в ту или другую форму определяется, таким образом, внешними условиями, различные виды отличаются друг от друга в отношении того, в какой мере скопление особей сказывается на тенденции к образованию группы. Известно, кроме того, что скопление оказывает влияние на морфологию и поведение потомства; по-видимому, здесь можно говорить о цитоплазматической наследственности. Итак, у некоторых, но не у всех видов саранчи характер взаимоотношений с другими особями на ранних этапах жизненного цикла приводит к радикальным изменениям направления процесса развития, которые могут отразиться на следующем поколении ([646—649, 688] и цитированная литература).

22.4. АГРЕССИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

В начале этой главы мы рассматривали исследование Круйта по агрессивному поведению банкивских петухов, с тем чтобы продемонстрировать, насколько сложным может быть развитие на первый взгляд простых форм активности взрослого животного. Вопрос о том, каким образом факторы, связанные с опытом, могут оказывать влияние на развитие агрессивного поведения, несомненно, имеет фундаментальное значение, но до сих пор ему не уделяли должного внимания. Многочисленные данные свидетельствуют, однако, о том, что утверждение Лоренца [1573], согласно которому агрессивное поведение у большинства позвоночных почти не зависит от индивидуального опыта, не соответствует действительности.

Прежде всего на последующую агрессивность может влиять поведение матери. Хадженс и др. [1175] обнаружили, что мышь, выращенная с четырехдневного возраста самкой крысы, реже вступает в драки, чем мышь, выращенная мышью. Все еще не ясно, в какой мере такое различие в поведении является следствием или коррелятом других обнаруженных в этом случае различий (вес, активность). Этот результат может, конечно, зависеть от различий в общем уровне стимуляции в раннем возрасте, о чем говорилось в разд. 22.2 (см. также [548, 1176]).

Изоляция от других особей в раннем возрасте также сказывается на последующих проявлениях агрессивного поведения, хотя факторы, определяющие природу и степень этого влияния, далеко не ясны. По некоторым сообщениям, грызуны, выращенные в изоляции, ведут себя менее агрессивно, чем контрольные животные (см., например, [1203, 1345]). Однако Левин и др. [1498, 1499] обнаружили, что мыши, выращенные в изоляции до прекращения вскармливания,

более агрессивны, чем контрольные, причем степень повышения агрессивности оказалась различной у животных разных линий. Сигг и др. [2218] получили сходные результаты, но обнаружили, что изоляция не влияет на гипофизэктомированных и гонадэктомированных животных (см. также [801, 2446]). Кошки ([2181]; Розенблатт, личное сообщение), выращенные в изоляции, также значительно агрессивнее, а у хомячков (*Peromyscus)* агрессивность после изоляции может или увеличиваться, или уменьшаться в зависимости от вида [2039]. Куо [1427] считает, что частичная изоляция имеет существенное значение при тренировке «бойцовых» качеств у птиц и собак.

Противоречивость результатов, вероятно, хотя бы отчасти связана с тем, что в этих экспериментах использовались разные виды и различные методики. Однако вполне возможно также, что выращивание в изоляции от сородичей влияет на агрессивное поведение посредством многих процессов и конечный результат определяется тем, какой из этих процессов преобладает. Во-первых, для особи, выращенной в изоляции, сородичи представляются новым, незнакомым объектом и поэтому вызывают страх. Во-вторых, у общественных животных ранний опыт может повлиять на степень подавления агрессии страхом или другими типами поведения. Макаки-резусы в результате выращивания в изоляции могут проявлять, даже несмотря на строгие наказания, устойчивую агрессивность в отношении особей, гораздо более крупных и сильных, чем они сами; создается впечатление, что они совершенно неспособны обучиться обуздывать собственную агрессивность. В-третьих, известно, что у банкивских петухов, выращенных в полной изоляции, не только проявляется необычно интенсивное поведение избегания и агрессии, но у них также отмечается неадекватная интеграция этих форм поведения; переключение с одного поведения на другое происходит незакономерно и не сопровождается амбивалентным поведением (гл. 16; см. также [1729]).

Опыт, полученный во время драк, также заметно отражается на последующем агрессивном поведении. Мышь, еще детенышем побежденная в драке, обычно проявляет подчиненное поведение во взрослом состоянии [1289]. Такие изменения, вызванные ранним опытом, часто очень устойчивы, но сходные изменения могут происходить и у взрослых животных (см., например, [801, 2171]). Было показано [1436], что поражение уменьшает агрессивность как у агрессивных, так и у неагрессивных мышей, тогда как победа увеличивает агрессивность только у первых; после изоляции в течение нескольких недель этот эффект исчезает. Обзор работ о влиянии опыта подчинения на доминирование приведен в работе Тайнса и Хейтса [2351].

Когда драка происходит за какой-нибудь объект, например за пищу, можно ожидать, что успех или неудача в этом отношении отразится на последующем агрессивном поведении. Куо [1427]

сообщает о длительных экспериментах по тренировке собак на умение драться, причем значительную часть тренировки составляли схватки с более слабыми особями у кормушки. При использовании более строгих методик было показано, что агрессивное поведение может подкрепляться как пищей, так и водой ([90, 2442] — у крыс; [1995] — у голубей), а также электрическим раздражением мозга [2272].

Кроме того, исследования, обзор которых приведен в разд. 15.5, четко показывают, что само агрессивное поведение, или появление раздражителей, вызывающих это поведение, или появление раздражителей, ранее связанных с вызывающей агрессию стимуляцией, могут служить подкреплением агрессивности. Таким образом драка может порождать драку.

Наконец, как мы видели, раздражители, вызывающие агрессивное поведение, могут контролироваться условнорефлекторно (см., например, [480, 2364, 2456]). Весьма возможно, что индивидуальный опыт независимо влияет на раздражители, вызывающие агрессию и направляющие ее, поскольку, например, показано, что обезьяны, выращенные в изоляции, часто кусают свои руки, и эта привычка может сохраниться и позднее, когда их переведут в группу (личное наблюдение).

Разумеется, даже те особи, которые с момента рождения длительное время содержались в изоляции, не только могут проявлять агрессивность, но и способны впоследствии приспособиться к общению с другими особями (см., например, [1974]). Однако приведенные выше исследования показывают, что опыт, особенно в раннем возрасте, может сильно влиять на агрессивное поведение. Это, конечно, в полной мере относится и к виду *Homo sapiens*. Возможная последовательность развития в этом случае, по-видимому, такова. Реакция гнева вызывается сначала фрустрационными ситуациями более или менее независимо от предшествующего опыта в этих ситуациях. С развитием двигательного контроля и перцептивной чувствительности реакция гнева начинает все в большей степени адресоваться к источнику фрустрации. Однажды эта реакция приведет к нанесению повреждения или к устранению фрустрации каким-то иным способом и таким образом получит подкрепление. Ассоциация того факта, что кто-то другой испытывает боль, с удалением источника фрустрации приводит к тому, что первое обстоятельство приобретает значение вторичного подкрепления [697]. Данные сравнительного изучения позволяют предположить, как мы видели, что драка сама по себе может служить первичным подкреплением. Во всяком случае, впоследствии то, какие ситуации будут вызывать реакцию или служить подкреплением, а также природа и интенсивность агрессии становятся зависимыми от опыта собственного агрессивного поведения, опыта агрессивного поведения других особей и опыта, не связанного с агрессивным поведением.

22.5. ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ

Развитие полового поведения связано и с гормональными воздействиями на механизмы поведения при спаривании, и с опытом. Что касается гормональных влияний, то наиболее детальные исследования по этому вопросу были проведены на морских свинках и крысах (см., например, [2663]). Было выяснено, что у этих животных важная роль принадлежит по крайней мере процессам двух типов, которые и рассматриваются ниже.

Перинатальное организующее влияние гормонов плода и матери на ткани, опосредующие половое поведение, характерное для самцов

Если беременным самкам морской свинки вводить тестостеронпропионат, то половые органы у новорожденных самок будут напоминать половые органы самцов; если таких молодых самок подвергнуть овариэктомии, а затем вводить им гормоны половых желез, то их поведение будет напоминать мужское и в гораздо большей степени, чем поведение овариэктомированных и получавших половые гормоны контрольных животных, матерям которых не вводили тестостерона (см., например, [782, 2663—2665]).

У крыс период чувствительности приходится на постнатальный, а не на пренатальный период (рис. 173); имеющиеся данные свидетельствуют о том, что крысы рождаются с нервной системой, не дифференцированной в отношении поведения, хотя потенциально для них характерна цикличность, свойственная самкам. В норме развитие поведения, характерного для самцов, происходит под влиянием тестостерона [936]. Так, если самкам крыс в возрасте 4 дней вводить тестостерон, то впоследствии у них полностью будут отсутствовать эстральные циклы и половое поведение не проявится. Даже после овариэктомии и курса введения эстрогенов и прогестерона такие самки оставались неактивными в половом отношении. Однако если таким самкам удаляли яичники и вводили тестостерон уже во взрослом состоянии, то у них полностью проявлялось мужское половое поведение (см. также [2564]). Введение 4-дневным самкам небольших доз эстрогена лишь незначительно влияет на последующее половое поведение. Введение 4-дневным самцам тестостерона не отражается на их половом поведении во взрослом состоянии, тогда как эстроген приводит к незначительному его ослаблению, которое нельзя компенсировать введением тестостерона; это объясняют частичной функциональной кастрацией в критический период развития, хотя, возможно, имеет значение также неправильное развитие пениса. У самцов, кастрированных сразу после рождения, во взрослом состоянии иногда наблюдаются проявления овариального цикла и половое поведение, характерное для самок. Однако поза подставления у таких самцов после введения эстрогенов выражена слабее, чем после введения его овариэктомированным самкам, а частота садок после введения андрогенов выше у оперированных

самцов; последние результаты позволяют предположить, что чувствительный период может частично приходиться на пренатальный период ([783]; см. также [784, 1452, 1453]).

Организующее влияние секреции андрогенов организмом плода и матери распространяется не только на головной мозг. Независимо от влияния на наружные половые органы, которые развиваются у крыс раньше, чем механизмы гипоталамического контроля [2105],

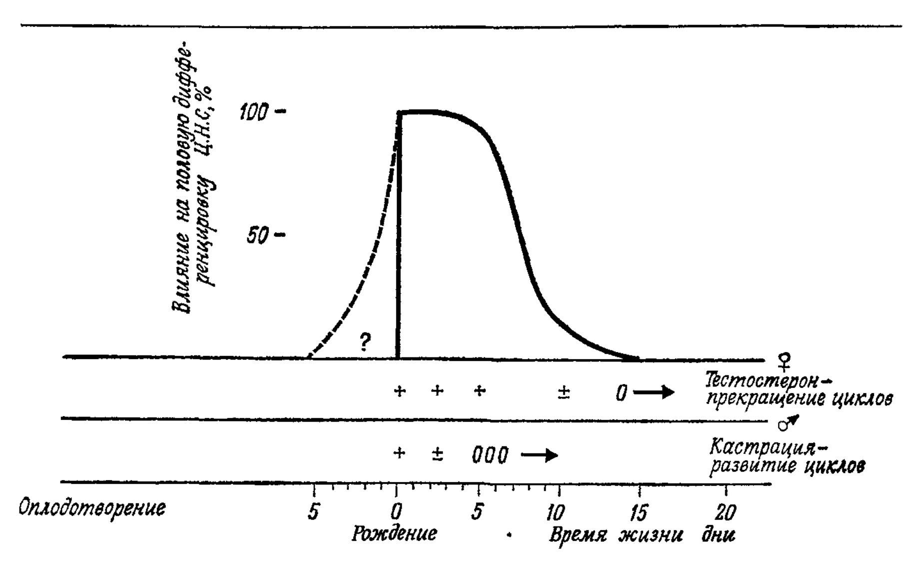


Рис. 173. Обобщенное представление данных, относящихся к периоду, во время которого происходит дифференцировка центральной нервной системы крыс в соответствии с полом [1509].

Символы в верхней строке («+» — эффективно, «±» — вероятно, эффективно; 0 — неэффективно) характеризуют степень эффективности введения тестостерона самке крысы в отношении развития нервной системы по «мужскому» типу. Символы в нижней строке (обозначения те же) характеризуют эффективность кастрации новорожденных самцов в сохранении «женского» типа нервной системы. Кривая представляет собой график влияния указанных воздействий на степень дифференцировки центральной нервной системы в соответствии с полом.

андрогены могут, по-видимому, влиять на спинномозговые механизмы. У самцов крыс, кастрированных в возрасте 4 дней и получавших уже во взрослом состоянии инъекции тестостерона, наблюдались проявления полового побуждения, однако такие самцы были неспособны спариваться. После перерезки спинного мозга у них отмечались нарушения реакций половых органов. Поскольку у самцов, кастрированных в 10-дневном возрасте, таких аномалий не отмечалось, можно предположить, что в неонатальный период андрогены оказывают организующее влияние на спинальные рефлексы спаривания [943]. Это влияние распространяется, вероятно, именно на спинномозговые механизмы как таковые, хотя нельзя исключить и более периферические эффекты.

Общий принцип, согласно которому введение в раннем возрасте половых гормонов сильно влияет на репродуктивное поведение, можно считать установленным. Однако этот процесс далеко не прост. В частности, выяснилось, что действие различных стероидов не так специфично, как предполагалось прежде; было показано [1509], что более высокие дозы эстрогена по сравнению с теми, которые применяли Харрис и Левин, оказывают действие, сходное с действием тестостерона.

Другие исследователи показали, что в перинатальный период гормоны влияют не только на поведение, связанное со спариванием; при этом затрагиваются и другие стороны поведения, в норме различающиеся у животных разного пола [343, 626, 836, 853, 2321].

Возникновение готовности к проявлению полового поведения в период полового созревания вследствие повышения уровня эндогенных половых гормонов

Эта готовность есть результат действия гормонов на механизмы, которые могут частично развиться даже у животных, кастрированных до наступления половой зрелости [197, 2014, 2044, 2045]. У самцов золотистых хомячков некоторые проявления половой активности отмечаются даже у тех животных, у которых была произведена гонадэктомия и адреналэктомия до наступления половой зрелости; это свидетельствует о том, что обнаруживающиеся у кастрированных самцов элементы полового поведения не зависят от андрогенов и от коры надпочечников [2506]. Тем не менее количественный анализ полового поведения крыс показал, что при стандартном воздействии гормонами формы полового поведения у животных, кастрированных до и после наступления половой зрелости, различаются; в частности, у животных, кастрированных до полового созревания, число интромиссий, предшествующих эйякуляции, больше. Поскольку такие различия нельзя объяснить опытом полового поведения, Ларссон [1452, 1453] считает, что с наступлением половой зрелости секреция семенников изменяет реактивность к гормонам тех тканей, которые связаны с осуществлением полового поведения. При нормальном развитии сходные процессы могут быть причиной обычных возрастных изменений поведения, связанного со спариванием (см. разд. 22.1). Хатчисон [1208] обнаружил, что эффективность, с которой гормоны вызывают поведение ухаживания у египетской горлицы (*Streptopelia risoria*), уменьшается пропорционально времени, прошедшему со времени гонадэктомии. На этом основании он предположил, что такие изменения реактивности центральной нервной системы обратимы.

Хотя обычно считается, что половые гормоны должны влиять на разные элементы или категории поведения по отдельности, было выдвинуто предположение, что разные эффекты могут возникнуть в результате одного первичного изменения. Особый интерес в этой

связи представляет проведенный Эндрю [54, 61] детальный анализ влияния тестостерона на крики домашних цыплят. Парентеральное введение тестостерона цыплятам между первой и второй неделями жизни приводит к появлению нескольких новых криков, каждый из которых, вероятно, вызван действием тестостерона на самостоятельный механизм. Однако Эндрю предположил, что, несмотря на сложность этих изменений, все они являются следствием одного простого изменения какой-то единой функциональной системы. Такое предположение было выдвинуто после того, как обнаружилось, что вопреки общепринятому представлению у цыплят, не подвергавшихся гормональным воздействиям, имеется не ряд криков различных дискретных типов, а что их крики образуют непрерывную серию, различаясь только количественно. Эндрю утверждает, что крики таких не получавших инъекций цыплят имеют также общую причинную основу; это можно обнаружить, рассматривая раздражители, которые вызывают эти крики с первого же предъявления или в результате обучения. Новые крики, будто бы появляющиеся при действии тестостерона, на самом деле представляют собой искажение какой-либо части нормальной серии криков, например ее удлинение и нередко вибрирование. Таким образом, крик, вызванный действием гормона, представляет собой искажение именно того крика, который издал бы цыпленок в том же случае. Сложность состоит в том, что любой определенный крик, появляющийся при действии тестостерона, у различных особей может развиться из разных частей серии криков, издаваемых молодыми птицами; вновь появившиеся крики можно классифицировать не только по их форме, но и по связанному с ними поведению или ситуациям, в которых они издаются. Эндрю предполагает, что эффект тестостерона связан с индуцированной активностью гипотетического «тестостеронного механизма»; этот механизм, согласно концепции Эндрю, активируется в ситуациях, аналогичных тем, которые контролируют нормальную звуковую сигнализацию, однако порог срабатывания этого механизма выше. Способствует ли этот постулированный Эндрю механизм подтверждению его теории, не совсем ясно. Как бы то ни было, Эндрю представил подробные и объективные свидетельства того, что исследованные им на цыплятах процессы напоминают процессы развития у взрослых птиц видовой песни и других звуковых сигналов, зависящих от тестостерона.

Хотя у большинства взрослых позвоночных половые гормоны, несомненно, играют фундаментальную роль в контроле полового поведения, у молодых животных часто можно наблюдать элементы полового поведения в период, когда их половые железы практически неактивны (см. стр. 560). Круйт [1411] считает, что у банкивских цыплят-петушков активность, характерная для спаривания, проявляется в том случае, когда тенденции к нападению и бегству не слишком сильны и находятся в равновесии; на это же указывает, в частности, тот факт, что такая активность в значительной мере

зависит от иерархического ранга самца и размера группы, а также то, что она направлена на особей более низкого ранга.

В одних случаях у молодых животных половые реакции появляются крайне редко и у небольшого процента особей (см., например [153]), в других же (например, эрекция у младенцев) такие реакции весьма обычны. Однако здесь возникает трудность чисто семантического характера—неясно, следует ли подобные реакции относить к проявлениям «половой» активности. Так, реакцию подставления можно наблюдать у новорожденных морских свинок, но в это время она служит элементом экскреторного акта, функционально никак не связана с половым поведением и не зависит от гормонов яичников [190].

Кроме гормонов, существенную роль в развитии полового поведения играет индивидуальный опыт. Роль факторов, связанных с опытом, часто недооценивается, а между тем факторы, которые на первый взгляд кажутся совершенно посторонними, могут оказывать глубокое влияние. Например, меченосцы, выращенные в аквариуме с прозрачными стенками, впоследствии проявляют нормальное половое поведение в отличие от особей, выращенных в аквариуме с матовыми стеклами [2194].

Однако наиболее важный фактор, связанный с индивидуальным опытом,— общение с сородичами. У птиц самец, выращенный в изоляции от других особей, может оказаться неспособным спариваться с самкой, так как она вызывает у него больший страх, чем у контрольных самцов, выращенных в группе. Когда половозрелый ручной самец зяблика, выращенный в изоляции от особей своего вида, замечает чучело самки зяблика, поставленное в позу выпрашивания, у него появляются некоторые реакции, характерные для ухаживания, но к чучелу он не приближается. В то же время у самцов, выращенных в нормальных условиях, то же чучело вызывает весьма активные попытки спариваться. В нормальных условиях зяблики привыкают к виду своих сородичей, тогда как для изолированного самца чучело самки в позе выпрашивания — незнакомый объект, и поэтому одновременно с половым побуждением оно вызывает у него сильное стремление улететь [1055]. Фишер и Хейл [710] обнаружили, что домашние петухи, выращенные в условиях изоляции, ухаживают за курами, но не делают садок на них, когда те принимают соответствующую позу. Это резко отличается от поведения нормальных петухов, у которых вид курицы в позе приседания вызывает стремление сделать садку. После общения с самками такие выращенные в изоляции петухи пытаются спариться со стоящими курами, а не с теми, которые принимают позу приседания. Круйт [1410] обнаружил также, что у банкивских петухов, содержавшихся до 10-месячного возраста в изоляции, в дальнейшем нарушается поведение, характерное для спаривания. Он предположил, что это вызвано отсутствием в раннем возрасте интеграции агрессивного поведения и поведения избегания. Агонистическое поведение таких птиц уже в раннем

возрасте было аномальным; признаки сильно выраженных реакций избегания чередовались у них с периодами крайней агрессивности. У петухов, выращенных в изоляции, но помещенных вместе с самками до достижения 10-месячного возраста, половое поведение не нарушалось. У петухов, выращенных в группе, половое поведение вызывают только самки, а попытки спариться с неподходящими объектами исчезают в результате опыта [1411].

Данные о роли раннего опыта общения с сородичами в развитии последующего полового поведения у крыс довольно противоречивы. Бич [180, 188] обнаружил, что выращенные в изоляции самцы крыс оказались более реактивными к присутствию самок и более интенсивно спаривались, чем самцы, выращенные вместе с самками; это было приписано, в частности, большему возбуждению изолированных животных при контакте с другими сородичами. Каган и Бич [1286] также обнаружили, что самцы, содержавшиеся в изоляции с 37-го по 100-й день жизни, в тесте на половое поведение проявляли весь набор половых реакций чаще, чем животные, которые в продолжение такого же периода изоляции еженедельно могли контактировать с самцами или самками. Каган и Бич приписали это различие тем особенностям общественного поведения, которые сформировались в группах и частично ослабили половые реакции.

Зимбардо [2676], однако, получил иные результаты. По его данным, самцы крыс, выросшие в условиях частичного контакта с другими особями, вели себя более адекватно, чем выращенные в изоляции. Джералл и др. [785] также показали, что выращивание в изоляции резко снижает способность к спариванию у самцов крыс. Из всех испытанных экспериментальных ситуаций только контакт с самкой на протяжении 3 или более недель делал животных способными к эйякуляции, но даже и в этом случае многие из них вели себя крайне неумело (см. также [714]). Считается, что такие нарушения являются результатом как недостаточного опыта, так и неадекватной реактивности к раздражителям, вызывающим половое поведение. Установлено ([416]; см. разд. 21.4), что реактивность самцов крыс к химическим раздражителям, опосредующим половое поведение, зависит от опыта. Опыт общения с другими особями, как явствует из исследований Дроури и Фолмена [612], может влиять на половое поведение не только указанными путями. Самцы крыс, содержавшиеся на протяжении 16 мес в группе без самок, хотя и могли впоследствии оплодотворять самок, значительно уступали в этом отношении самцам, уже имевшим соответствующий опыт. Через несколько месяцев реакции, характерные для спаривания, у этих самцов в большей степени приближались к норме, хотя к 20-му месяцу средний вес пениса был у них меньше, чем в контрольной группе.

У морских свинок выращивание в изоляции также влияет на половое поведение. Эксперименты Валенштейна и др. [2451] с животными разных линий показали, что самцы, выращенные в группе,

превосходят по половой активности самцов, выращенных в изоляции. Кроме того, оказалось, что содержание в одной клетке с другими самцами достаточно для формирования типичного полового поведения; самцы, выращенные совместно с самками, у которых были удалены яичники, отставали от самцов, выращенных вместе с интактными самками или с другими самцами. Это, по-видимому, объясняется недостаточной половой стимуляцией со стороны овариэктомированных самок [2450]. Опыт общения с сородичами оказывал свое действие у животных, не достигших 25-дневного возраста [2663]. На необязательность такого опыта в течение всего этого периода указал Дитерлен [585], который обнаружил, что особи, изолированные с 4-го по 10-й день жизни, адекватно реагируют на обонятельные раздражения, исходящие от других особей, и нормально спариваются, даже если не обладают совершенно никаким опытом.

Данные Джералла [781] о половом поведении морских свинок несколько отличаются от результатов Гоя и Валенштейна (цит. выше). Джералл показал, что опыт садок не имеет особого значения, поскольку у морских свинок, отделенных с 10-дневного возраста от группы сеткой, так что при этом был возможен зрительный, обонятельный и отчасти тактильный контакт, но полностью исключалась возможность садок, нарушения полового поведения обнаружено не было. Самцы, изолированные в возрасте 10 дней, спаривались чаще, чем самцы, изолированные в 2-дневном возрасте; таким образом, решающим фактором является возраст, в котором происходит изоляция (Г. Джералл, цит. по [932]). Джералл [781] предположил, что несоответствие полового поведения изолированных животных происходит из-за наложения других типов поведения (например, игровых реакций, см. выше), а также из-за неадекватности реакций на соответствующие раздражители, исходящие от самок. Однако Харпер [932] обнаружил, что самцы, которых изолировали сразу после рождения, а в возрасте от 80 до 90 дней подсаживали к сородичам, «были более игривы, чем контрольные», но «их поведение не отклонялось от нормы». Кроме того, когда выращенное в изоляции животное впервые помещали с готовым к спариванию животным противоположного пола, у него наблюдались нормальные реакции спаривания. Харпер сделал вывод, что, хотя опыт общения с сородичами играет определенную роль в развитии полового поведения, он не является решающим.

Эти эксперименты показывают, что у грызунов опыт, полученный при контакте с сородичами, играет важную роль в организации полового поведения. Поскольку некоторые элементы полового поведения часто проявляются в самом раннем возрасте, можно полагать, что опыт отчасти появляется в результате выполнения разных форм незавершенного полового поведения [1599], хотя, разумеется, дело не только в этом. Опыт, приобретенный во время ранних (до наступления половой зрелости) попыток делать садки, оказывает значительное влияние на последующее половое поведение также у высших

млекопитающих [193, 2560, 2561]: у шимпанзе и макак-резусов опыт, приобретаемый при попытках спариться, имеет существенное значение для организации отдельных компонентов полового поведения в функциональную систему [923, 927, 1669, 1670, 1854].

Опыт, приобретенный в период полового созревания и вскоре после него, играет существенную роль в организации полового поведения. Розенблатт и Аронсон [2044] провели эксперимент, в котором котят-самцов кастрировали в возрасте 4 мес и наблюдали их половое поведение во взрослом состоянии; всего было 13 котят. Оказалось, что в половозрелом состоянии они почти не обращали внимания на кошек в эструсе. Затем 11 из них вводили тестостерон-пропионат. В период введения гормона 6 животным была предоставлена возможность контакта с самками; из них у 4 наблюдалось нормальное половое поведение. Другие 5 животных в период введения гормона были изолированы от самок, но по окончании курса также были подвергнуты испытанию. У трех из них не отмечалось возрастания половой активности; у остальных двух было отмечено некоторое возрастание половой активности. Полученные данные позволяют предположить, что опыт, приобретенный непосредственно после введения гормонов, играет существенную роль. Таким образом, для организации полового поведения требуется, чтобы животное находилось в определенном гормональном состоянии и подвергалось соответствующей внешней стимуляции. Розенблатт и Аронсон [2045] показали также, что у котов после кастрации половое поведение сохраняется в том случае, если у них до операции имелся соответствующий опыт; этот результат еще раз подтверждает, что для организации полового поведения необходимо сочетание гормонального состояния и внешней стимуляции. Однако, если у котов половое поведение однажды возникло, оно может сохраняться в дальнейшем и при очень низком гормональном уровне (см. также [2041, 2042]). Однако Харт [942] не обнаружил никаких доказательств того, что после кастрации у собак, не имеющих соответствующего опыта, половое поведение менее выражено, чем у собак, обладавших опытом. Показано, что у золотистых хомячков соответствующий опыт влияет на половое поведение [377].

У самцов млекопитающих опыт, получаемый при спаривании, играет бóльшую роль, чем у самок [183, 184]. Например, спаривавшиеся ранее самцы крыс предпочитают запах самок в эструсе запаху самок, не готовых к спариванию, тогда как у не имеющих соответствующего опыта и кастрированных самцов такого предпочтения не отмечается. В противоположность этому спаривавшиеся ранее самки в эструсе или в анэструсе, а также неопытные самки в эструсе предпочитают запах нормальных самцов запаху кастрированных самцов, и только неопытные самки в анэструсе не проявляют такого предпочтения. Следовательно, у самцов предпочтение запаха зависит от предшествующего опыта, а у самок не зависит [415]. Это согласуется с тем фактом, что удаление коры головного мозга отражается на по-

ловом поведении самцов крыс в большей степени, чем у самок ([179, 182]; см. разд. 10.1).

Бич [183, 184] указал также, что у высших млекопитающих половое поведение в меньшей степени зависит от нормального гормонального статуса. Эта точка зрения вполне справедлива, однако Мак-Джилл и Такер [1602] обнаружили своеобразное исключение. Исследуя половое поведение у мышей после кастрации, они обнаружили, что у гетерозиготных особей эйякуляторный рефлекс сохранялся значительно дольше, чем у гомозиготных. Выводы о связи между филогенетическим уровнем животных и зависимостью полового поведения от гормональных факторов основываются отчасти на данных по инбредным грызунам и непородистым собакам и кошкам; таким образом, упускается из виду возможное влияние степени гетерозиготности на половое поведение.

Все, что мы говорили до сих пор, относится в первую очередь к поведению при спаривании как таковому. Мы видели, однако, что оно сопровождается или ему предшествует демонстрация ухаживания, которая часто связана с конфликтом между несовместимыми типами поведения, например между нападением и бегством. Онтогенез амбивалентных демонстраций ухаживания до настоящего времени был детально изучен только у одного вида, а именно у банкивских кур (*Gallus gallus*); эти демонстрации включают сложные взаимодействия между половым поведением, нападением и бегством, на которые большое влияние оказывают факторы внешней среды (см., например, разд. 22.1; 22.2; 22.4; [1411]).

В заключение следует сказать, что опыт общения с сородичами влияет на половое поведение разными путями, затрагивая готовность к спариванию, реактивность к соответствующим раздражителям, «отработку» соответствующих движений, а также другие типы общественного поведения, которые могут взаимодействовать с половым поведением. Как подчеркивает Розенблатт [2041, 2042], у высших позвоночных половое поведение развивается из аффективных реакций между особями и имеет своим истоком общественное поведение, уже развившееся в более раннем возрасте.

22.6. ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Данные, полученные из разных источников, говорят о том, что дижения, характерные для пищевого поведения, у новорожденных млекопитающих до некоторой степени не зависят от мотивационных факторов, связанных с лишением пищи. Так, новорожденные животные могут продолжать сосать независимо (разумеется, в некоторых пределах) от количества поглощаемой при этом пищи. Щенки, которых кормили из бутылочки с соской, имеющей большое отверстие, позволяющее быстро насыщаться, гораздо больше сосали разные несъедобные предметы, чем щенки, которых кормили через соску с маленьким отверстием [199, 1245, 2054]. Аналогичные данные были получены на младенцах (Плуг, цит. по [640]). Бриджер [326] обна-

ружил, что новорожденные дети больше сосут не тогда, когда они голодны, а именно когда они сыты или у них экспериментально вызвана общая активация. Кёпке и Прибрам [1372] пришли к такому же выводу другим путем. Котятам в двух экспериментальных группах вводили пищу через зонд непосредственно в желудок. Котята одной группы могли 6 ч в день сосать лактирующую кошку, а другим позволялось сосать столько же времени наркотизированную нелактирующую кошку. В продолжение первых 3 недель жизни время, затраченное котятами на сосание, было в обеих группах практически одинаково. Впоследствии котята из группы с нелактирующей самкой стали сосать меньше; это позволяет предположить, что глотание молока служит подкреплением, существенным для поддержания процесса сосания.

О влиянии «завершающих» раздражителей, исходящих от желудка, на поведение при сосании не существует единой точки зрения. Судя по имеющимся данным, это влияние незначительно. Сатинов и Стенли [2101] оценивали влияние наполнения желудка через зонд на интенсивность сосания у щенков. Даже однодневные щенки, если их желудок был не наполнен, тратили больше времени на сосание и выпивали больше молока, чем щенки того же возраста, которым предварительно наполняли желудок; этот эффект практически не изменялся до 11-дневного возраста. Что касается отрицательных результатов, полученных в других исследованиях, то эти авторы склонны приписывать их либо менее чувствительным методам, либо недостаточному предварительному заполнению желудка (см. [2274]). В свою очередь Джеймс [1247] считает, что положительные результаты Сатинова и Стенли следует приписать перегрузке желудка, превышающей нормальный ежедневный прием пищи. Джеймс сообщает, что «весьма основательное» вливание жидкой кашицы в желудок щенка, которому не давали есть 3,5—4 ч, не приводит к прекращению сосательных реакций [1249]. Сходные результаты были получены на ягнятах [20].

В цитированной выше работе Кёпке и Прибрама [1372] на котятах не подкреплявшееся пищей сосание сохранялось на протяжении 3 недель. Аналогично Ковач и Клинг [1394] обнаружили, что котята, лишенные возможности сосать и полностью изолированные в течение 23 дней, не могли сосать мать, однако если их, принудительно вскармливая, содержали в группе, то они сосали друг у друга шерсть и области гениталий, а впоследствии смогли начать сосать мать. Александер и Уильямс [20] показали, что у ягнят лишение возможности сосать или получать молоко приводит к быстрому уменьшению способности сосать. Новорожденных ягнят мериносов лишали возможности сосать овцу, прикрывая на определенное время ее вымя колпаком; в результате доля времени, которое ягненок затрачивал на сосание, снизилась с 30% в первые 2—3 ч жизни приблизительно до 5% к 12-му часу. Если колпак снимали с 6-го по 24-й час жизни, то число ягнят в экспериментальной группе, которые сосали успешно,

все равно было меньше, чем в контрольной. Все эти исследования свидетельствуют о том, что глотание молока в первое время не имеет большого значения для поддержания реакции сосания, но очень важна сама возможность сосать. То же самое, как известно, справедливо и для младенцев [885]. Если реакция сосания уже выработалась, то животное усваивает, откуда поступает молоко, и после этого лишь с большим трудом может привыкнуть к какому-нибудь другому способу добывать это молоко (см., например, [1394, 2047]; гл. 26).

Не только сосание, но и другие стереотипные движения, связанные с поглощением пищи, также первое время в значительной мере не зависят от тех мотивационных факторов, которые будут их контролировать впоследствии. Например, у котенка характерная хватка, которой он впоследствии будет убивать мышей, впервые появляется во время игр и еще недостаточно сильна, чтобы быть эффективной. Возможно, игра с добычей возбуждает котенка до такой степени, что его укус становится эффективным, однако к этому результату могут приводить также борьба с матерью или с котятами из того же помета [1517).

Полученные данные позволяют, таким образом, предположить, что у млекопитающих в очень раннем возрасте пищевое поведение контролируется висцеральными факторами в меньшей степени, чем во взрослом состоянии. Пути формирования этого контроля еще далеко не ясны; например, «лизание воздушной струи» (см. разд. 10.3) может служить подкреплением даже для 18-дневных крыс, выращенных без доступа к поилкам [1998].

У крыс контроль пищевого поведения развивается довольно быстро: детеныш начинает есть самостоятельно примерно на 14-й день жизни, а к 21-му дню вскармливание прекращается и животное начинает питаться самостоятельно. Тейтельбаум исследовал развитие пищевого поведения у крыс, замедляя их общее развитие путем удаления вскоре после рождения щитовидной железы. Если вскармливание таких крысят прекращали в обычные сроки, то их вес составлял от 10 до 45 г вместо обычных 55 г. У тех крысят, которые после прекращения вскармливания весили около 15 г, рефлекс сосания имелся, но у них отмечалась полная афагия и адипсия. Крысята, которые весили 25 г, могли лизать и отщипывать кусочки от вкусного размоченного корма, но страдали анорексией и адипсией и обычно погибали. Крысята, весившие 35 г, были способны регулировать приток калорий при потреблении жидкой пищи, но не принимали сухую пищу и воду по отдельности. Животные, весившие 45 г, ели нормально, но пили только одновременно с едой и были очень разборчивы в пище. Следует отметить, что описанные особенности пищевого поведения, соответствующие определенному весу тела к моменту прекращения вскармливания, совпадали с изменениями, обнаруженными у животных в ходе восстановления после поражения латерального гипоталамуса (описание работ Тейтельбаума, Ченга и Розина см. в [2448]).

Опыт влияет на зависимость между степенью пищевой депривации и интенсивностью пищевого поведения (см. [615, 790, 1476]; обзор [292]). Кроме того, лишение пищи в раннем возрасте влияет на скорость поедания пищи взрослыми животными. Маркс [1665] ограничивал прием пищи у крысят, недавно переставших сосать мать, до двух коротких периодов в день, затем на протяжении 30 недель они могли ежедневно есть до полного насыщения. Когда впоследствии было проведено испытание на скорость поедания пищи после периода голодания, оказалось, что экспериментальные животные ели гораздо быстрее контрольных, которых не ограничивали в пище в раннем возрасте (см. также [645], данные по щенкам; [1639, 1985]).

Дальнейшие проблемы связаны с отношением между съедобностью пищи и ее значением в качестве подкрепления. Известно, например, что сахарин, хотя и не питателен, может тем не менее служить подкреплением для животных многих видов [2197]. Имеются данные, что при понижении потребности в пище подкрепляющее значение сахарина возрастает. Крысы, которым предварительно вводили через зонд непосредственно в желудок раствор сахара, а потом предлагали раствор сахарина, с каждым днем пили все больше такого раствора в отличие от крыс, которым вводили в желудок просто воду [406]. Эти результаты согласуются с данными о множественности раздражений, завершающих процесс еды, о чем уже говорилось в гл. 10. Развитие процессов, определяющих выбор различных видов пищи, также до сих пор неясно, но возможно, что многие стороны регуляции этого выбора не зависят от предварительного обучения. Например, крысам, содержавшимся на рационе без поваренной соли, достаточно впервые лизнуть ее один раз, чтобы сделать правильный выбор; возможно, что опробование тех или иных видов пищи животными, не испытывающими голода, может привести впоследствии к их выбору (см., например, [1409] и цит. литературу).

Роль висцеральных факторов в контроле процесса еды с возрастом постепенно уменьшается, и все большее значение приобретают внешние факторы [39]. Одним из наиболее трудно контролируемых факторов в этом случае является время дня. Хотя маленькие крысята почти не прекращают активности в течение суток, у них приблизительно на 14-й день жизни стабилизируется циркадный ритм (гл. 14) [2001]. Такой циркадный ритм не обязательно зависит от внешнего синхронизатора: у мышей, которых два поколения подряд содержали при постоянном освещении и температуре, был обнаружен циркадный ритм пищевого поведения, хотя у разных особей он различался по фазе ([2584]; см. также [296]). Кроме того, тенденция кормиться в определенные периоды цикла может выработаться в результате опыта. Крысы плохо обучаются в лабиринте до тех пор, пока они регулярно получают пищу; только после того, как их несколько раз заставят поголодать, давая корм лишь время от времени, обучение при пищевом подкреплении происходит быстрее [260, 1984, 2458].

Совершенно независимо от временны́х факторов на потребление пищи может оказывать заметное влияние соответствующий опыт (см., например, [1762]). Отчасти это может быть следствием ослабления исследовательского поведения; так, известно, что этот эффект более выражен у диких крыс [143].

Развитие поведения запасания у крыс тесно связано с пищевым поведением. Вольф [2638] сообщил, что крысы запасают больше пищи, если они выращены не на измельченном корме, а на пищевых таблетках, а Розенблатт [2040] обнаружил, что крысы, выращенные на жидкой пище, хотя и стаскивают пищевые таблетки в клетку, но оставляют их там рассыпанными по полу в отличие от нормальных крыс, которые складывают их в кучки. Вольф [2638] обнаружил также, что крысы, которых до наступления половой зрелости заставляли голодать, впоследствии запасали больше пищи, чем контрольные. Этот эффект не отмечался, если периоды голодания начинались не раньше чем на 12-й день после прекращения вскармливания; кроме того, для его проявления было необходимо, чтобы тесту на запасание предшествовал период лишения пищи [1193, 1194]. Сравнение поведения запасания у животных из больших и малых пометов показало, что первые во взрослом состоянии запасают более активно; это может быть обусловлено бо́льшим недостатком пищи или конкуренцией за пищу на ранних стадиях развития [2181]. Даже влияние лишения пищи в самом раннем возрасте отличается большей сложностью, чем об этом можно судить по приведенным здесь фактам. Так, у самцов это влияние выражено сильнее, чем у самок; кроме того, было показано, что если лишение пищи в раннем возрасте влияет на запасание корма у взрослых животных, то лишение воды не влияет на запасание пропитанной водой ваты [1607]. Голодание в раннем возрасте может влиять на запасание вследствие того, что животные (взрослые) после него быстрее поедают корм и у них во время теста остается больше времени на собирание пищевых таблеток [1665].

О связи между факторами, контролирующими развитие пищевого поведения и запасания, свидетельствуют также нейрофизиологические данные. Электрическое раздражение тех отделов гипоталамуса, которые способствуют пищевому поведению, может вызвать также интенсивное поведение запасания у сытых крыс, которое напоминает поведение, вызванное длительным ограничением потребления пищи [1011].

Развитие пищевого поведения было подробно изучено главным образом на млекопитающих, однако примерно те же закономерности обнаружены у птиц. Так, у недавно оперившихся птенцов воробьиных птиц клевание можно наблюдать, когда они не голодны; голодные птенцы выпрашивают корм у родителей. Даже у цыплят домашних кур реакция клевания первоначально очень слабо связана с лишением пищи [1101]. Сначала клевание вызывается многими раздражителями, но птенцы предпочитают округлые и блестящие пред-

меты (см. разд. 21.2). Затем предпочтение начинает определяться подкреплением, которое получает цыпленок, склевывая определенные предметы [685], однако процесс этот сложен. Стеррит и Смит [2285] испытывали цыплят в Y-образном лабиринте, вызывая у них различные побуждения, и обнаружили, что ни введение пищи непосредственно в зоб через пластиковую трубку, ни клевание само по себе не могут служить подкреплением по отдельности. Эти авторы пришли к заключению, что и наличие пищи в зобу и обратная связь от клевания могут служить подкреплением, но только если эти факторы взаимодействуют друг с другом. Кроме того, на развитие адекватного поведения влияет целый ряд внешних факторов, в том числе степень освещенности и присутствие сородича [1686]. Запасание известно у многих видов птиц, и мы знаем, что у ворона *(Corvus corax)* оно усиливается в результате голодания [888].

22.7. МАТЕРИНСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Мы не будем здесь подробно рассматривать мотивационные аспекты материнского поведения, но следует все же упомянуть о двух исследованиях материнского поведения крыс, давших противоречивые результаты. Берч [261] лишал беременных крыс возможности вылизываться, надевая им на шею широкие резиновые воротники; он обнаружил, что большинство таких самок не проявляло к своим детенышам привязанности со времени их рождения и у них не развивалось нормального материнского поведения. Берч предположил поэтому, что вылизывание играет у беременных самок важную роль в формировании материнского поведения. Последующие тщательные исследования Рота и Розенблатта [2056] показали, что самки по мере приближения родов в основном вылизывают шкурку в аногенитальной области и вдоль линии сосков, что способствует развитию молочных желез (см. также [2046, 2278]). Однако Куменс (цит. по [636]) получил результаты, совершенно отличные от данных Берча, и сделал вывод, что те нарушения материнского поведения, которые обнаружил Берч, можно отнести за счет механических помех. Однако, как справедливо отметили Розенблатт и Лерман [2046], в этих двух исследованиях использовались разные линии крыс и разные методы, поэтому для согласования полученных результатов требуются дополнительные исследования. Одна из таких попыток, предпринятая Кристоферсоном и Уэгменом [437], не подтвердила результатов Берча.

Подобный факт приводит Райсс [2009], который обнаружил, что самки крыс, выращенные в клетках, где не было ни пищи, ни каких-нибудь других предметов, которые можно было бы собирать и переносить с места на место, в дальнейшем оказались совершенно неспособными строить гнездо и даже выбрать подходящее для устройства гнезда место в клетке, где проводились испытания. Автор пришел к заключению, что, перетаскивая пищу, крыса обучается складывать

кучками материал для постройки гнезда в одном углу клетки. Эйбл-Эйбесфельдт [637], однако, представил доказательства того, что результаты Райсса обусловлены ошибочной методикой. В новой клетке у крыс преобладает исследовательское поведение и, таким образом, у них не может образоваться предпочтение какого-нибудь из углов, что совершенно необходимо для постройки гнезда. Вемеру [2519] не удалось обнаружить никаких различий между крысами, выращенными в клетках с предметами, которые можно было передвигать с места на место, с неподвижными предметами или в пустых клетках. Хотя у самок последней группы наблюдалась некоторая задержка в строительстве гнезда до родов, после родов никаких различий обнаружить не удалось. Его результаты подтверждают точку зрения Эйбл-Эйбесфельдта.

22.8. СТЕРЕОТИПИЯ; ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АВТОНОМИЯ

Часто создается впечатление, что в результате повторения некоторые виды активности становятся все более независимыми от внешних раздражителей и (или) внутренних условий, с которыми они первоначально были связаны. У животных в неволе часто развиваются монотонно повторяющиеся стереотипы поведения или тики. Они могут, не переставая, ходить взад и вперед или непрерывно совершать незавершенные движения, связанные с ходьбой или едой [978, 1122]. Эти движения часто представляют собой начальные стадии какого-либо поведенческого акта, которые в той или иной степени фиксировались и изменялись. Так, у птиц бесконечные полеты то вперед, то назад по вольере развились из попытки улететь, но они могут стать настолько стереотипными, что птица, летая по постоянной траектории, будет каждый раз даже усаживаться на жердочке в одном и том же месте. Нередко такое поведение утрачивает до некоторой степени связь с первоначально вызвавшими его условиями. Стереотипный полет в клетке может происходить в отсутствие любого из раздражителей, которые вызывают полет в нормальных условиях; очевидно, эти полеты не связаны с чувством страха и совершаются просто потому, что отсутствует более сильная тенденция вести себя как-то по-иному. Аналогичный случай исследовали Дейтел и Сьюард [506]. Они оценивали величину реакции почесывания уха у двух групп крыс — опытной, в которой крысам на 5 дней заливали уши коллодием, и контрольной. Коллодий вызывал резкое усиление реакции почесывания, сохранявшееся в какой-то мере даже через 16 дней после прекращения воздействия. Поскольку различия в силе изучаемой реакции между контрольной и экспериментальной группами за эти 16 дней не уменьшились, представляется невероятным, чтобы большее число чесательных движений у экспериментальных животных объяснялось ослабевающим последействием применения коллодия или неумеренного расчесывания в первые 5 дней (см. также [624]).

Поскольку такие реакции сохраняются даже в том случае, когда отсутствуют первоначально вызывавшие их факторы, предполагается, что происходит изменение мотивационной основы этих реакций. Это явление было описано как приобретение «функциональной автономии», хотя это всего лишь описательный термин [22, 2643]. Биндра [253] указал, что автономия никогда не бывает полной и встречается лишь при определенных условиях. Понять ее происхождение, по крайней мере отчасти, согласно его мнению, можно на основе процессов, играющих важную роль в других ситуациях. Во-первых, те или иные раздражители, часто связанные с данной реакцией, могут стать замещающими сигналами, способными вызывать реакцию в отсутствие факторов, вызывавших ее первоначально. Во-вторых, по мере выполнения реакции ее начинает вызывать все меньшее число первоначальных сигналов, т. е. каждый отдельный сигнал становится эффективнее. В-третьих, Биндра предположил, что те виды активности, которые сформировались у животного при каком-то определенном подкреплении, могут сохраняться и без него, так как само выполнение реакции приобретает значение подкрепления. Здесь, однако, нас подстерегает опасность свести аргументацию к порочному кругу.

Общий принцип, согласно которому выполнение реакции может привести к возрастанию вероятности ее появления в дальнейшем, может иметь широкое значение. Выращенные в изоляции самцы кузнечиков, хотя и могут совершенно нормально исполнять разнообразные «песни», характерные для вида, делают это довольно редко, однако стоит перевести таких кузнечиков в группу к стрекочущим самцам, частота стрекотания у них начинает непрерывно и весьма заметно возрастать [954].

Поскольку стереотипы особенно часто развиваются в однообразной среде, одно из возможных объяснений их устойчивости состоит в том, что они являются источником экстероцептивной и проприоцептивной стимуляции. Стереотипы часто развиваются у шимпанзе, выращенных в обедненных условиях лаборатории, но не встречаются у тех, которые были пойманы на воле [508]; то же самое отмечается и у макак-резусов. Неясно, что здесь играет главную роль — ограничения окружающих условий или выращивание без матери. В обзоре Бронсона [344, 345] автор подчеркивает значение именно последнего фактора. Содержание в клетке отражается, по-видимому, только на очень молодых шимпанзе, так как содержание в изоляции в течение 6 мес. полуторагодовалого животного не приводит к образованию у него стереотипов [509]. Что касается других млекопитающих, то содержание в клетке вызывает появление стереотипов и у более взрослых животных [1559]. У макак-резусов стереотипы возникают тем реже, чем просторнее клетка, в которой они содержатся [610]. Однообразие окружающей обстановки может вызвать такие отклонения в поведении, как раскачивание из стороны в сторону и другие стереотипные движения, которые часто встречаются у детей, осо-

бенно помещенных в больницу; у умственно отсталых слепых детей такие движения встречаются чаще, чем у зрячих [229].

Условия, приводящие к развитию стереотипов, могут отличаться от условий, которые приводят к их проявлению у животных, у которых они уже сформировались. У канареек частота стереотипных движений уменьшается, если они имеют возможность общаться с сородичами [2100]; у других видов стереотипы часто вызваны «скукой», но, кроме того, они часто возникают при предъявлении новых раздражителей или при сильном беспокойстве [232, 1214, 1216, 1855]. Берксон и Мэсон [230, 231] сообщают, что раскачивание и поклоны. но не ритмические движения головой или другие неритмические стереотипы возникают чаще при повышении уровня белого шума и при голодании. У полевок появившиеся однажды стереотипные вращательные движения могут быть далее вызваны почти любыми изменениями в окружающей обстановке [692]. Предполагаемая функция такого поведения — ослабление напряжения или беспокойства [1079] и модуляция избыточной стимуляции от других источников [1543].

22.9. ВЫВОДЫ

1. Различные виды активности молодых животных часто не зависят от тех мотивационных факторов, с которыми они связаны у взрослых животных; мотивационные основы многих видов активности, кажущиеся на первый взгляд простыми, часто имеют сложную историю развития.

2. Опыт оказывает глубокое влияние на поведение страха и отступления посредством различных механизмов. Помимо этого, неспецифические воздействия в раннем возрасте, такие, например, как приучение к рукам или раздражение слабым электрическим током, могут оказать глубокое влияние на самые разнообразные признаки молодого и взрослого животного, особенно на «эмоциональность» и различные связанные с нею особенности поведения.

3. Обсуждается влияние опыта на агрессивное поведение.

4. Гормоны оказывают влияние на мотивационные аспекты полового поведения по крайней мере на двух этапах развития. Половое поведение сильно изменяется также под влиянием общения с сородичами.

5. Обсуждаются отношения между движениями, характерными для пищевого поведения, последствиями лишения пищи и последствиями поглощения пищи у молодых животных. Указаны некоторые пути влияния опыта на пищевое поведение взрослых животных. Сходные явления обнаружены в поведении запасания.

6. Кратко рассматриваются некоторые проблемы материнского поведения у крыс и формирование стереотипов.

ГЛАВА 23

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОБУЧЕНИЯ

23.1. ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СПОСОБНОСТИ К ОБУЧЕНИЮ

В настоящее время определенно установлено, что простое обучение может происходить с момента рождения или вылупления из яйца или даже раньше (например, у цыплят [2143], крыс [2353], новорожденных детей [1532]); оказалось также, что способность к обучению с возрастом повышается. Например, взрослая каракатица *Sepia* гораздо быстрее, чем молодая, прекращает нападения на заключенную в стеклянную пробирку (недосягаемую) приманку. Создается впечатление, что каракатицу в возрасте моложе 3—4 недель просто невозможно обучить этому, тогда как взрослые особи в этих же условиях легко обучаются [2551, 2552]. Цыплята способны вырабатывать активную реакцию (перемещаться из холодного места в теплое, где находится корм) уже в день вылупления из яйца, тогда как пассивную реакцию избегания (отсутствие приближения) раньше третьего дня жизни выработать у них невозможно [705, 1915].

Такие эксперименты показывают, что при прочих равных условиях скорость обучения зависит от возраста, однако не совсем ясно, что́ они могут дать для объяснения изменений способности к обучению. В таких опытах не последнее место занимает проблема выравнивания мотивационных состояний у животных разного возраста. Например, в некоторых исследованиях возрастных изменений у цыплят, возникает проблема, связанная с терморегуляцией, которая с возрастом заметно меняется (см. также [2682, 2683]). Особенно значительны трудности при изучении пищевых реакций; так как для молодых животных характерна бо́льшая величина отношения поверхность тела/масса, более высокий уровень активности и бо́льшая интенсивность метаболических процессов, по-видимому, уравнять условия голодания у молодых и взрослых животных практически невозможно [397]. Однако в поисках путей уравнивания мотивации и значимости подкрепления у животных разного возраста Кэмпбелл [397] обнаружил, что у крыс в опытах с умеренной силой электрического раздражения изменение силы тока, необходимое, чтобы вызвать либо избегание, либо предпочтение крысой определенного уровня раздражения, в какой-то мере не зависит от возраста. Используя методику с избеганием ударов электрического тока, он показал, что различия в скорости обучения между 25-дневными и 175-дневными крысами незначительны, хотя приобретенный навык лучше сохраняется у более взрослых животных (см. также [398]). Аналогичная зависимость от возраста была обнаружена Кирби [1349] при

исследовании условнорефлекторного избегания, а также в опытах по выработке дифференцировки с пищевым подкреплением [397]. Хендерсон [1005] также не обнаружил возрастных различий в скорости формирования реакции страха у мышей, хотя ее угашение у животных разного возраста протекало с разной скоростью [550].

Все эти данные указывают, что скорость обучения простым задачам практически не зависит от возраста, тогда как способность к сохранению навыка с возрастом повышается. Однако этот последний результат, как подчеркнул Кэмпбелл [397], вовсе не означает, что опыт обучения в раннем возрасте менее существен, чем у взрослых животных. С одной стороны, при нормальном развитии происходит последовательная выработка связанных между собой реакций, так что неудача при выработке какой-то одной из них может отрицательно сказаться на последующем формировании других реакций. С другой стороны, случайный опыт может сыграть роль подкрепления и способствовать сохранению приобретенной в раннем возрасте условной реакции страха или избегания. Кэмпбелл подчеркнул также, что следует еще раз проверить, насколько его выводы справедливы для разных видов, разных возрастов и разных реакций.

Помимо проблемы уравнивания мотивации и подкрепления у животных разного возраста, имеется затруднение, связанное с бытовавшим ранее предположением, что изменение способности к обучению связано с возрастом простой зависимостью. При выработке дифференцировки это предположение не всегда находит подтверждение. Например, Кэйн и Вайнс [405], изучая выработку дифференцировки у перепелок (*Colinus virginianus* и *Excelfactoria chinensis*) различного возраста обнаружили, что дело обстоит далеко не так просто. Птиц обучали различать белые и серые коробочки; оказалось, что кривая, описывающая этот процесс, сначала шла вниз (первые 5—6 недель), а затем направлялась вверх. Это позволяет предположить, что в данном случае процесс выработки дифференцировки определяется сложным взаимодействием ряда различных факторов.

Способности к обучению более сложным задачам с возрастом, конечно, заметно изменяются. Подробные сведения по этому вопросу для задач разной трудности были получены на макаках-резусах [2679]. Выработка простых условных рефлексов и простых дифференцировок возможна в очень раннем возрасте и у животных, выращенных в лаборатории; способность решать такие задачи радикально не меняется в течение первых нескольких месяцев жизни. Например, скорость выработки различения цветов и яркости после 20—30-го дня жизни мало изменяется, однако способности к решению задач на дифференцировку размера, формы и глубины продолжают повышаться до 90—120-го дня. В отличие от этих относительно простых задач формирование установки обучения (разд. 27.1) у животных в возрасте 90—120 дней, по-видимому, не доказано, а годовалые животные в этом отношении стоят ниже взрослых. То же самое можно сказать о таких задачах, как отсроченные реакции и

задачи Хобхауза (см. также [921, 922, 926, 927, 1673]); в этом случае заметные улучшения также наступают лишь через значительный промежуток времени. Таким образом, возрастные изменения способности к обучению отчасти зависят от характера задач.

23.2. ОСНОВЫ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СПОСОБНОСТИ К ОБУЧЕНИЮ

Так как с возрастом способность к воспроизведению и сохранению приобретенных навыков меняется, возникает вопрос: какие факторы могут влиять на эти изменения? На ранних стадиях развития способность к обучению может быть ограничена ростом и развитием нервной системы или эффекторов. Развитие поведения у котят и скорость формирования условных реакций у щенков идут параллельно процессу миелинизации в нервной системе (Хартман, цит. по [2168]; [1440]). У ребенка обучение ходьбе и контролю за мочеиспусканием, совершенно очевидно, требует определенной степени развития мышечной системы. Слабые способности, проявляемые молодыми каракатицами при попытках обучиться не нападать на приманку в первые недели жизни, вероятно, связаны с поздним развитием вертикальной доли мозга [2552].

В других случаях скорость обучения может зависеть от развития перцептивных способностей, о чем говорилось выше (гл. 20), или от изменений репертуара реакций организма. Тинберген [2386] заметил, что неполовозрелые эскимосские лайки, еще не защищающие своей территории, видимо, не способны усвоить, что есть чужие территории. Однако, как только у них появляется территориальное поведение, они быстро обучаются избегать чужих территорий.

Другая проблема — происходящие с возрастом изменения любознательности и настойчивости. Например, у крыс в возрасте с 50-го по 116-й день жизни наблюдается усиление исследовательской активности в Y-образном лабиринте [2605]; в возрасте же от 15 до 24 мес у них отмечалось ее снижение, о чем судили по ослаблению реакции обнюхивания в стандартных ситуациях [819]. Уэлкер [2543] обнаружил, что молодые шимпанзе (в возрасте от одного до двух лет) проявляют больше любопытства к небольшим неподвижным предметам, чем взрослые животные. Первоначальная реактивность у 3—4-летних и 7—8-летних обезьян одинакова, но у последних она ослабевает значительно быстрее.

Было установлено, что подобные изменения оказывают существенное влияние на способность воробьиных птиц подтягивать подвешенную на ниточке приманку [2463]. Молодые птицы справлялись с этой задачей успешнее взрослых отчасти потому, что они больше возились с ниткой во время эксперимента, а отчасти из-за разнообразия используемых ими приемов. Оказалось, что, оценивая возрастные изменения способности к обучению, нельзя рассматривать эту способность как нечто единое, ее следует анализировать, учитывая

целый ряд различных характеристик, каждая из которых развивается в онтогенезе независимо от другой. У изученных птиц как способность реагировать на новые раздражители, так и устойчивость неподкрепляемых реакций сначала достигают некоторого максимума, а затем уменьшаются, но с разной скоростью (рис. 174, [2463, 2464]; см. также [728] — тот же подход к возрастным изменениям обучению отсроченным реакциям у собак). У птиц [2463], крыс

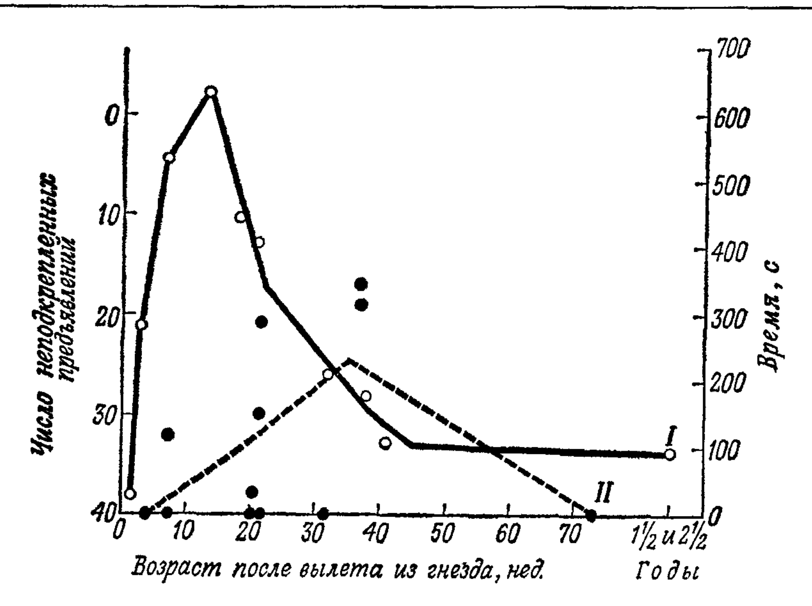


Рис. 174. Изменения с возрастом способности реагировать на новые раздражители (*I*, правая шкала) и устойчивости неподкрепляемых реакций (*II*, левая шкала) у ручной большой синицы [2462].

Способность реагировать оценивали по общему времени, затраченному на реакции за 15-минутный интервал.

[539, 540, 2094] и приматов [1706] способность реагировать на новые раздражители в очень большой степени зависит от условий выращивания.

Ряд исследователей вслед за Хеббом [973] изучали влияние условий выращивания на разные аспекты способности к обучению в более позднем возрасте (см. разд. 20.3). Хотя в случае простых задач (вроде дифференцировки крысами вертикальных и горизонтальных полос [2640]) различий можно и не обнаружить, при решении более сложных задач они могут проявиться. Крысы и собаки, выращенные без ограничений в обогащенной среде, лучше обучались в лабиринте и в других тестах на обучение, чем животные, выращенные в условиях с различного рода ограничениями (см., например, [259, 719, 1218,

1869, 2367, 2641]). Не приходится сомневаться в том, что здесь играют роль многие факторы. Один из них — бóльшая новизна экспериментальной ситуации для животных, выращенных в среде с ограничениями; это вызывает у них более энергичное исследовательское поведение и более сильную реакцию страха [2641, 2677]. Отставание в развитии перцептивных способностей, вызванное ограничениями среды, по-видимому, не безразлично. На это указывает большое значение возраста, в котором животное помещают в обогащенную среду: крысы, выращенные с раннего возраста в обширной вольере, лучше обучаются в лабиринте, чем крысы, пересаженные в такую вольеру позднее. Точно так же Форгэйс и Рид [719] обнаружили, что 3-недельное пребывание в обогащенной среде непосредственно после прекращения вскармливания сильнее сказывается на улучшении обучения в лабиринте, чем помещение крыс в эти же условия до или после указанного периода. Нет, конечно, ничего удивительного в том, что помещение крыс в обогащенную среду в первые 20 дней жизни не оказывало благоприятного влияния на способность к обучению — большую часть этого времени крысята были еще слепы и малоподвижны. Найман [1869], изучавший влияние среды без ограничений на пространственное различение, обнаружил, однако, что оптимум наступает несколько позднее: содержание в среде без ограничений сильнее всего сказывалось не к 30—40-му или к 70—80-му дню, а в интервале с 50-го по 60-й день.

Хотя, по-видимому, опыт в относительно раннем возрасте особенно благоприятен, Вудс [2641] обнаружил, что отрицательное влияние сенсорной и двигательной депривации в раннем возрасте можно ослабить, если впоследствии поместить животное в обогащенную среду. Кроме того, существенное значение имеет связь между характером опыта в раннем возрасте и последующими условиями тестирования животного. Уок [2482] сравнивал обучение двух групп крыс в эстакадном лабиринте: животные первой группы были выращены в большой клетке и имели возможность видеть расположенные вокруг предметы и соприкасаться с ними (зрительно-моторная группа), тогда как животные второй группы помещались посреди той же самой клетки на участке, отгороженном со всех сторон прозрачными пластмассовыми стенками (зрительная группа). Когда животных испытывали в лабиринте при включенном свете, крысы из первой группы обучались успешнее; когда же испытание проводилось в темноте, никакой разницы обнаружено не было. (Этот эксперимент является повторением опытов, ранее проведенных Форгусом [720], однако результаты оказались иными; см. также [721].) Другие исследования по этому вопросу приведены в гл. 20.

Утверждалось также, что влияние повреждений мозга на способность к обучению зависит от возраста животного и предшествующего опыта. Цанг [2428] обнаружил, что операция, произведенная на мозге крысы в раннем возрасте, сказывается меньше, чем та же операция в старшем возрасте; Уилкотт [2601], впрочем, не подтвердил этого.

Однако в ряде исследований было показано, что условия выращивания влияют на нарушения, вызванные повреждениями мозга. У крыс, выращенных в клетках, обширные повреждения передних отделов коры головного мозга оказывают, как это и следует из закона «эффекта массы», значительно более выраженное влияние на способность к обучению, чем менее обширные повреждения задних отделов коры. Вместе с тем у крыс, выросших не в клетке, а в более свободных условиях, локальные повреждения задних отделов коры вызывают значительно более серьезные нарушения ([2232]; см. также [2165]). В последнее время было показано, что мозг крыс, выращенных в изоляции, по целому ряду биохимических и морфологических признаков отличается от мозга крыс, выращенных в обогащенной среде [583, 2052, 2053].

На способность к обучению должен влиять еще один фактор — характер питания в раннем возрасте. К сожалению, этот очень важный фактор до сих пор не получил достаточного освещения (см., однако, [1468]).

23.3. ПЕРИОД ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К ОБУЧЕНИЮ

Концепция «чувствительных периодов», во время которых организм особенно восприимчив к определенным влияниям среды, имеет широкое хождение; ею пользуются эмбриологи, клиницисты (например, [1293]), психологи и другие исследователи. О применимости концепции чувствительных периодов при обсуждении влияния внешних воздействий на последующее эмоциональное поведение и другие аспекты развития говорилось в предыдущей главе. В этой главе мы рассмотрим частный случай — период чувствительности к обучению. Мы уже обсуждали два примера: проявление запечатления в реакции «следования» у выводковых птиц характерно лишь для нескольких первых дней жизни (см. разд. 21.5); некоторые виды певчих птиц после определенного возраста или стадии развития не могут включать в свой репертуар новые песни (см. разд. 19.4). Другой пример: Хесс [1032] обнаружил, что когда у 3-дневных цыплят реакция клевания предметов определенной формы подкрепляется пищей, она с трудом поддается угашению; если же аналогичный опыт поставить с более молодыми или более взрослыми цыплятами,то после прекращения подкрепления они снова начинают клевать те предметы, которые предпочитали раньше.

В общем следует признать полезной рабочей гипотезой, что нет таких видов обучения, которые с одинаковой легкостью осуществлялись бы на любом этапе жизненного цикла. В тех случаях, когда вызванные обучением изменения поведения легче возникают на какой-то весьма ограниченной стадии развития, эту стадию можно назвать чувствительным периодом. С этой точки зрения чувствительный период не следует рассматривать как жестко определенный промежуток времени, в течение которого обучение происходит и вне кото-

рого оно невозможно; правильнее считать этот период результатом постепенного изменения легкости или вероятности обучения. Кроме того, период, во время которого легче всего может происходить любой специфический тип обучения, строго не ограничен и может в свою очередь зависеть от опыта. Таким образом, термин «чувствительный период» следует предпочесть термину «критический период», иногда употребляемому применительно к этой проблеме.

Этот последний термин иногда употребляют в совершенно ином смысле (см., например, [2169, 2170, 2172, 2608]); им обозначают такие периоды в жизни организма, во время которых различные аспекты поведения особенно легко поддаются изменениям. Например, Фокс [726] определил «критический период» как «время, когда ранний опыт оказывает особенно значительное воздействие на последующее поведение». Такой подход, вероятно, полезен, когда исследователя интересуют корреляции между глубокими изменениями поведения организма и изменениями, происходящими в нервной системе. Однако такой подход может направить по ложному пути, поскольку различные типы поведения в репертуаре организма могут быть подвержены изменениям на разных стадиях развития. Сосательные реакции новорожденного ребенка в очень большой степени определяются тем, что́ происходит в те первые несколько раз, когда ему дают грудь: все, чему бы он ни обучился в это время, устойчиво сохраняется при последующих изменениях ситуации [885]. Распознавать черты материнского лица и улыбаться ему ребенок научается много позднее [27]; приобретение гигиенических навыков, обучение чтению и обучение, связанное со многими аспектами социального и полового поведения, происходят последовательно на еще более поздних этапах развития (см., например, [307, 789, 1929]). Кроме того, чувствительные периоды характерны не только для молодых животных. У самок коз и овец после родов имеется короткий период чувствительности, во время которого они обучаются распознавать индивидуальные признаки своего детеныша; по окончании этого периода они отгоняют любого другого детеныша [272, 454, 1366]. Козы, изолированные от своих козлят через час после их рождения, в дальнейшем не проявляют нормального индивидуально специфического материнского поведения [1022], хотя матка может иногда принять козленка и по окончании чувствительного периода, если их поместить вместе [1023]. Таким образом, хотя общие способности организма к обучению могут с возрастом изменяться [926, 2541], концепцию чувствительных периодов полезнее всего применять к специфическим аспектам поведения, а не как глобальный термин.

Шнейрла и Розенблат [2145] с совершенно иных позиций подвергли критике подход Скотта к концепции чувствительного периода. Эти исследователи обнаружили, что у котят, выращенных вместе с остальным пометом, развитие «общественной» реакции приближения к матери иное, нежели у котят, которые были изолированы и кормились под искусственной матерью. Изоляция котят на опреде-

ленный срок в разном возрасте показывает, что независимо от того, в каком возрасте была предпринята изоляция, поведение таких котят отличается от поведения контрольных, которых оставили в помете. Таким образом, опыт общения с остальными котятами данного помета должен непрерывно видоизменять реакцию приближения [2047]. Такие результаты несовместимы с выдвинутой Скоттом концепцией критических периодов, во время которых происходит обучение; они согласуются с той точкой зрения, что определенные признаки естественной реакции приближения приобретают свой окончательный вид в результате непрерывного взаимодействия организма и среды, которое может кардинально изменяться в онтогенезе.

Даже при таком понимании термин «чувствительный период» предполагает значительное упрощение. Мы уже видели, что с возрастом способность большой синицы реагировать на мелкие цветные предметы сначала повышается, достигая максимума приблизительно к 15-й неделе, а затем падает [2462]. Возраст, во время которого легче всего происходит обучение, связанное с выработкой этих реакций, также зависит от опыта. Чувствительные периоды, таким образом, не приходятся на определенные фиксированные этапы онтогенеза; необходимо поэтому в каждом отдельном случае искать факторы, которые изменяются по мере роста животного и влияют на быстроту обучения. Сюда можно отнести подробный анализ онтогенеза поведения, а также исследование взаимодействий между организмом и внешней средой в каждый данный момент развития [2140].

Эксперименты, проведенные Дененбергом и Беллом [545], позволяют предположить существование одного затруднения в проблеме чувствительного периода; правда, оно относится не к самому обучению, а к тем внешним воздействиям, которые влияют на последующее обучение. Эти авторы исследовали, как влияет раздражение мышей в возрасте 2—3 дней, 8—9 дней и 15—16 дней электрическим током разной силы на обучение избеганию у взрослых животных. Возраст, в котором животных подвергали экспериментальным воздействиям, несомненно, имел большое значение, но возраст, в котором раздражение оказывало максимальный эффект, менялся в зависимости от силы тока. Аналогичные исследования (см. также, например, [541, 542, 544]) позволяют предположить, что если даже считать, что для каждого типа поведения имеется свой чувствительный период, то и это будет сильным упрощением. Тем не менее понятие «чувствительный период» как описательный термин сохраняет свое значение.

Факторы, ограничивающие периоды чувствительности к обучению, так же разнообразны, как и типы поведения, с которыми они связаны. О ряде факторов, определяющих нижние пределы чувствительного периода, говорилось в разд. 21.5. Однако более интересны те факторы, которые приводят эти периоды к завершению; одним из них является изменение репертуара реакций организма. По мнению Разрана [1978], тот факт, что у детей все труднее с возрастом выработ-

тать некоторые простые условнорефлекторные реакции, можно объяснить усложнением психики и ростом самосознания ребенка.

Мы уже видели, что выводковых птиц потому невозможно обучить реакции «следования» по прошествии некоторого времени, что у них вскоре начинает преобладать страх перед незнакомым предметом или ситуацией, в которой вырабатывается реакция (см. разд. 21.5). В этом случае границы чувствительного периода устанавливает само обучение: в результате обучения у животного формируется схема знакомых объектов или ситуаций, отклонение от которой вызывает у него страх (см. Бэйтсон [171], цит. в разд. 21.5). Сходные процессы могут ограничить чувствительный период в случае реакции контакта у мальков цихлидовой рыбы, которая выращивает молодь во рту [175]. Что касается реакций, то способность зяблика обучаться новым песням, по-видимому, исчезает в результате того, что зяблик обучился песне в первый брачный сезон [2372]; способность цыплят, выращиваемых на протяжении двух недель в темноте, обучаться клевать, по-видимому, не может проявиться из-за наложения уже приобретенных реакций, которые делают невозможным клевание [1886].

Вопросам чувствительных периодов в последнее время был посвящен ряд обзоров [1059, 2373], и, приводя здесь примеры, мы намеревались подчеркнуть только одно положение, а именно что, когда речь идет об обучении, проблема чувствительного периода является проблемой онтогенеза поведения в целом. Только после того, как изменения поведения и способностей организма на каждой стадии развития будут проанализированы с точки зрения их взаимодействия со средой, можно будет понять факторы, ограничивающие чувствительные периоды. Поскольку развитие зависит от взаимодействия организма и среды, происходящие в ней сдвиги (мы можем включить сюда все формы воспринимаемой организмом сенсорной информации, как проприоцептивной, так и экстероцептивной) могут иметь глубокие последствия. Часто имеются механизмы регуляции, призванные минимизировать такие эффекты, но недостаток сенсорной информации во время чувствительного периода может вызвать необратимые последствия. У глухих детей вызванные глухотой дефекты по мере того, как все большую роль должна играть речь, по-видимому, накапливаются, затрагивая различные аспекты поведения и личности, но эти эффекты можно свести к минимуму, если как можно раньше установить с таким ребенком возможную в этих случаях связь [1515].

23.4. ВЫВОДЫ

1. Современные данные показывают, что при определенном уровне мотивации и условий подкрепления выполнение простых задач на обучение мало зависит от возраста, тогда как запоминание с возрастом улучшается. Выполнение более сложных задач с возрастом изменяется.

2. Возрастные изменения в обучении определяются развитием нервной системы и эффекторов, а также влиянием условий выращивания на развитие восприятия и движений.

3. Если на определенной стадии жизненного цикла обучение происходит с наибольшей легкостью, то эту стадию называют чувствительным периодом. Хотя чувствительный период обычно не имеет резких границ, обсуждается роль некоторых ограничивающих его факторов.

ГЛАВА 24

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ОБУЧЕНИЯ

В этой главе мы не будем подробно рассматривать обучение, хотя это, возможно, наиболее интенсивно изучаемая и важная группа процессов, рассматриваемых в связи с исследованием развития поведения. Прежде всего нас будут интересовать некоторые дискуссионные вопросы, требующие пересмотра в свете фактов, полученных при исследовании других областей поведения, не связанных непосредственно с обучением.

Обширный обзор по обучению у многих видов, за исключением млекопитающих, принадлежит Торпу [2375]. Имеются руководства, в которых излагаются результаты многочисленных исследований по обучению голубей, крыс и обезьян. Критическое обсуждение различных теоретических вопросов, поднятых в этих работах, можно найти у Эстеса и др. [663], Баллока [373], Хилгарда [1037], Хилгарда и Маркиза [1038], а также у Коха [1370]. Кенделу и Спенсеру [1297] принадлежит обзор современных данных о механизмах обучения на клеточном уровне.

24.1. ЧТО ТАКОЕ ОБУЧЕНИЕ?

Общепринятого определения обучения пока не существует, хотя обычно вопрос о том, какие именно изменения поведения следует считать обучением, не вызывает разногласий. Различия в определении этого термина разными авторами в значительной мере отражают их научные интересы. Психолог обозначает им некоторые относительно долговременные изменения поведения, физиолог — характерные на его взгляд сдвиги в нервном субстрате, биолог ограничивает его значение «адаптивными» изменениями поведения, тогда как психопатолог относит сюда же тики в двигательные стереотипии. Однако в основе большинства таких определений лежит принцип исключения: под обучением подразумеваются изменения, которые нельзя объяснить ни процессами созревания развивающегося организма, ни утомлением, ни сенсорной адаптацией. Определение по принципу исключения редко оказывается вполне удовлетворительным, и наглядный тому пример — определение обучения. Возьмем, например, понятие созревания; определить его можно, либо прибегнув к исключению обучения (что приводит к порочному кругу), либо ссылаясь на процессы роста, которые могут оказаться неразрывно связанными с неизвестными нам процессами, лежащими в основе обучения.

Хотя это и редко утверждается явно, но обычно обучение связывают с изменениями, протекающими в центральной нервной системе. Это также вызывает определенные трудности. Многие приспособительные поведенческие акты сопровождаются изменениями как в пределах нервной системы, так и вне ее. Далее, когда речь идет о высших животных, обучение действительно удобно рассматривать в сопоставлении с изменениями, по-видимому протекающими в нервной системе, однако что касается одноклеточных животных, то можно ли рассматривать изменения их поведения как результат обучения? В данном случае это просто вопрос определения. Формулируя определение обучения, не следует, конечно, основываться на каких бы то ни было предварительных моделях этого процесса [1892], но, если слишком расширить объем этого понятия, оно утратит свое значение [1064].

Этим трудности, однако, не исчерпываются. Дело в том, что под обучением подразумеваются обычно относительно долговременные изменения поведения, а между тем, как мы видели, иногда оказывается довольно сложно разделить эффекты действия раздражителей по их устойчивости во времени (гл. 13). Например, угашение реакции окрикивания совы у зябликов зависит от ряда процессов, которые восстанавливаются с разной скоростью (см. разд. 13.5 и 13.6). Кроме того, долговременные изменения могут зависеть от кратковременных эффектов (см. ниже).

Однако на практике трудность определения обучения не столь уж существенна, если не считать того, что, когда о ней забывают, неизбежно возникает тенденция рассматривать обучение как явление однородное, объясняемое единой группой закономерностей. Но пока обучение определяется по принципу исключения, бремя проверки достоверности его лежит на тех, кто считает обучение явлением однородным.

24.2. СКОЛЬКО ВИДОВ ОБУЧЕНИЯ СУЩЕСТВУЕТ?

Говоря о собственном поведении, мы относим к обучению самые разные процессы. Учимся ли мы ездить на велосипеде или оценивать расстояние, заучиваем ли наизусть стихотворение, обучаемся ли переводить с французского, запоминаем ли дорогу к дому — все это мы называем «обучением». По крайней мере на поведенческом уровне анализа процессы, которые мы объединяем понятием «обучение», действительно многообразны. Разнообразие процессов обучения становится еще заметнее, если сравнить различных животных — они приходят к одинаковым результатам самыми разными способами. Даже у одного и того же животного могут развиться самостоятельные системы памяти. Так, у осьминога зрительная и тактильная память зависит от анатомически обособленных отделов мозга [2660]. Тем не менее было затрачено много усилий, чтобы свести все многообразие примеров обучения к одному-двум основным типам. В какой-то

мере это проблема уровня, на котором проводится анализ. Каким бы разнообразием ни отличалось обучение на уровне поведения, на субклеточном уровне оно, возможно, зависит от одних и тех же процессов. Однако, поскольку наши знания об этих процессах очень ограничены, а обучение обычно определяется по чисто поведенческим реакциям, необходимо оценить разнообразие видов обучения именно на поведенческом уровне.

Кратковременное и долговременное хранение следов памяти

Прежде всего отметим, что обычно проводят разграничение между процессами кратковременного и долговременного (постоянного) хранения следов памяти. Отчасти это разграничение основано на клинических наблюдениях: у человека, перенесшего контузию, память о событиях, непосредственно предшествовавших несчастному случаю, утрачивается, а более ранние впечатления сохраняются. Аналогичные факты были получены и в лаборатории. При выработке условнорефлекторного избегания крысам через разные промежутки времени после каждой попытки наносили сильное электрическое раздражение. Животные, получавшие раздражение через несколько минут после очередной пробы, впоследствии выполняли тест гораздо хуже, чем крысы, получавшие раздражение с бóльшим отставлением [435, 617, 786, 1598]. Сходные эффекты были обнаружены при некоторых других воздействиях, например при действии ряда наркотических препаратов, при «распространяющейся депрессии» корковой активности и других.

Такие данные, по мнению ряда авторов, подтверждают точку зрения, согласно которой подобные воздействия затрагивают в первую очередь восприимчивую к ним систему кратковременного хранения следов памяти (система «кратковременной памяти»). В долговременную память, которая гораздо более устойчива, информация откладывается в более поздние промежутки времени. Поэтому полагают, что указанные воздействия, разрушая кратковременную память, тем самым предотвращают переход информации в долговременную память.

Считается, что кратковременное запоминание отличается от еще более кратковременного перцептивного следа, который исчезает примерно в течение ½ с. Чтобы запоминаемая информация впоследствии оказалась доступной для воспроизведения в процессе припоминания, испытуемый, как было показано, должен отреагировать на нее или во время ее предъявления, или не позднее ½ с после предъявления [87, 1623]. Принято считать, что кратковременная память отличается также от долговременной. В частности, считают, что кратковременная система, помимо чувствительности к перечисленным выше воздействиям, связана с такой активностью нейронных механизмов, которая со временем затухает сама собой. Напротив, долговременная система запоминания, как полагают, полностью или

почти полностью неизменяема, и сохраняемые в ней ассоциации устойчивы даже в отсутствие припоминания. Принято считать, что консолидации следов в долговременной памяти предшествует кратковременная нейронная активность [973]. Бродбент [329] подчеркнул, что емкость механизмов кратковременной памяти ограниченна, и если скорость поступления информации превысит некоторый уровень, то происходит перегрузка; долговременная же память обладает практически неограниченной емкостью. Бродбент (см., например, [330]) считает, кроме того, что на кратковременную память могут воздействовать любые факторы, отвлекающие внимание, тогда как действие на долговременную память информации, предъявляемой между обучением и воспоминанием, зависит от природы этой информации.

Данные, позволяющие говорить о существовании раздельных механизмов кратковременной и долговременной памяти, первоначально были получены в исследованиях на крысах и людях. Однако данные некоторых экспериментов, проведенных на осьминогах, показывают, что этот вывод, по-видимому, справедлив не только для позвоночных. Уэллс [2549] показал, что ослепленный осьминог очень быстро научается отвергать несъедобные объекты, пользуясь тактильной информацией. Если такой объект предъявляют раз за разом в серии тестов, причем осьминог может ощупывать объект только одним щупальцем, то впоследствии только одно это щупальце и будет его отвергать. Однако, если объект предъявлять реже, этот эффект переносится и на другие, «не работавшие» щупальца. По мнению Уэллса [2549], должно пройти некоторое время, чтобы изменения, вызванные обучением одной из конечностей, могли передаться через надглоточные доли мозга на другие конечности.

Хотя по некоторым соображениям выделение кратковременной и долговременной памяти, несомненно, часто бывает полезным, при этом возникает ряд затруднений. Во-первых, по данным разных исследований, время после обучения, в течение которого экспериментальные воздействия все еще могут нарушить запоминание, сильно различается. Это время отчасти зависит от продолжительности и интенсивности электрического раздражения. Так, Алперн и Макгаух [23] обнаружили, что удар электрическим током продолжительностью 0,2 с ухудшает память, только если он наносится сразу же после обучения; в то же время удар длительностью 0,8 с вызывает такой эффект и через 3 ч. Влияние таких воздействий на память может зависеть и от природы самого воздействия. Известно, что углекислый газ вызывает описанный эффект в течение более длительного времени, чем электрический ток [1341, 1893]. Отсюда следует, что различные факторы, вероятно, действуют по-разному, и это затрудняет задачу отыскания единого процесса переноса информации из одного «хранилища» памяти в другое.

Во-вторых, не до конца понятен характер действия электрического раздражения. Предполагалось, например, что оно порождает кон-

фликт [463], вызывая конкуренцию условных рефлексов, или же действует по типу павловского торможения [1512, 1513]. Хотя известно, что именно сам факт нанесения электрического раздражения, а не сопровождающие его судороги вызывает амнезию [1260, 1478], весьма возможно, что удар электрическим током вызывает амнезию на события, имевшие место не более 10 с назад, тогда как долговременные эффекты обусловлены другими последствиями повторяющегося воздействия электрического раздражения [434, 1514].

В-третьих, пока еще далеко не ясно, нарушают ли эти экспериментальные воздействия только систему запоминания или они в равной степени могут затрагивать и механизм вспоминания. Как указывает Вейскранц [2532], необходимы дополнительные исследования, в которых время между воздействием и тестом на запоминание изменялось бы. Если по мере увеличения интервала хранение памяти будет улучшаться, это послужит убедительным доказательством того, что были затронуты механизмы воспроизведения.

Наконец, результаты многих исследований, в частности некоторых экспериментов по запоминанию вербального материала взрослыми испытуемыми, свидетельствуют о том, что между двумя этими видами памяти едва ли существуют четкие границы [1695], т. е. что консолидация следов памяти протекает в несколько этапов [149]. Поэтому вопрос о ценности концепции кратковременной памяти все еще остается открытым.

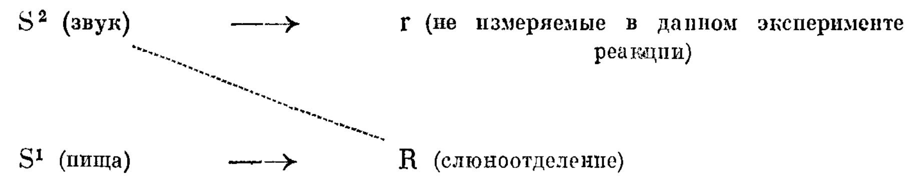
Классический и инструментальный (оперантный) условные рефлексы

Большинство специалистов по обучению работали только с одним или двумя видами животных, причем некоторые исходили из предположения, что все разнообразие обучения можно свести к одному типу. Так, Уотсон [2512] и Газри [886] использовали единственный принцип выработки условных рефлексов, или ассоциативного обучения, который имеет общие черты с павловским методом выработки условных рефлексов. О единственном типе обучения говорил также Халл [1185, 1186]. Тем не менее, вводя различные промежуточные переменные, он смог описать крайне разнообразные поведенческие феномены.

Однако обучение обычно принято исследовать в ситуациях двух различных типов, в связи с чем постулируют существование двух основных форм обучения [1387, 1631, 2125]. Рассмотрим, например, различие между выработкой классического условного рефлекса и выработкой оперантного условного рефлекса по Скиннеру [2225, 2227]. Прежде всего Скиннер выделил два типа реакций: одни из них сразу же вызываются самыми обычными раздражителями (респонденты), а другие до выработки условного рефлекса могут быть не связаны с каким-либо определенным раздражителем (операнты). Например, коленный рефлекс— это респондент; реакция нажатия

на рычаг — оперант. Скиннер связывает такое различие двух типов реакций с разными механизмами образования условных рефлексов.

Считается, что на базе реакций типа респондентов вырабатываются классические, или павловские, условные рефлексы. Так, вид пищи вызывает у голодного животного слюноотделение. В этом случае образование условного рефлекса зависит от установления временно́й связи между раздражителем, который ранее не вызывал слюноотделения (например, звук), и безусловным раздражителем (пища). Повторение такого сочетания раздражителей приводит к тому, что реакцию слюноотделения будет вызывать только звук. Характер условной реакции определяется выбором безусловного раздражителя. Схематически это выглядит так:



Если же условная реакция не имеет связи с вызывающим ее безусловным раздражителем, то в таком случае мы имеем дело с инструментальным, или оперантным, условным рефлексом.

В данном же случае выбор реакции определяется не вызывающим ее раздражителем, а установлением временно́й последовательности между реакцией, выполняемой животным время от времени в данной ситуации, и подкрепляющим раздражителем. Положим, мы хотим выработать у голодного животного реакцию нажатия на рычаг при предъявлении звукового раздражителя. Разумеется, ни звук, ни пища не вызывают обычно нажатия на рычаг. Но если однажды эта реакция будет выполнена при включенном звуке, а за нею сразу же последует пищевое подкрепление, то вероятность того, что животное вновь нажмет на рычаг, увеличится. Образуется следующая цепочка отношений стимул — реакция:

S^2 (звук) ⟶ R (нажатие на рычаг) ⟶ S^1 (пища)

Хотя временна́я последовательность, в которой звук приводит к реакции нажатия на рычаг, аналогична той, в которой звук вызывает слюноотделение, формирование двух этих связей требует совершенно различных процессов. Поскольку оперантная реакция направлена на окружающую среду, такую условную реакцию называют «инструментальным условным рефлексом». Поведенческие реакции, которые должны привести к вознаграждению, могут быть самыми разными, например это может быть побежка в лабиринте. Отметим, что различие между классическими и инструментальными условными рефлексами проводится прежде всего на уровне различия в методике их выработки; вопрос же о том, до какой степени различаются внут-

ренние процессы, лежащие в основе формирования этих реакций, остается пока открытым ([1038, 1989]; см. также разд. 24.3).

Исследование Гриндли [865] на морских свинках было одним из первых, в которых у животных вырабатывались инструментальные рефлексы. Всякий раз как в экспериментальной ситуации животное выполняло в момент звукового сигнала какое-то движение (например, поворачивало голову), оно вознаграждалось пищей. Впоследствии эти подкреплявшиеся движения в обстановке эксперимента появлялись чаще. Таким образом, раздражители, сигнализирующие о наличии экспериментальной ситуации, приводят к выполнению определенной реакции, но они вызывают эту реакцию совсем по-иному, нежели, скажем, свет вызывает сокращение зрачка.

Скиннер [2225] разработал схему экспериментов и экспериментальную установку, в которой животные могли осуществлять вполне доступные для них реакции: крысы нажимали на рычаг, а голуби клевали диск. Подкрепление давалось либо после каждой реакции, либо по заданному режиму. В последнем случае подкреплялась, например, каждая n-я реакция или каждая первая реакция через n с после предыдущей реакции или подкрепления. Такой «режим подкрепления» (см. [696]) сильно влияет на частоту и характер последующих реакций (рис. 184). Отсутствие подкрепления приводит к уменьшению частоты реакции (т. е. к угашению). Частота и характер реакции при угашении сильно зависят от первоначального режима подкрепления; в общем если во время обучения режим подкрепления таков, что переход к условиям угашения не очень заметен, то угашение будет происходить довольно медленно. Однако следует отметить, что утверждение, согласно которому частота реакций при угашении всегда непосредственно зависит от сходства условий подкрепления при обучении и угашении, не доказано однозначно (см., например, [1316]).

Разграничение между классическим и оперантным условными рефлексами подчеркивает методические различия в их выработке. Однако не следует думать, что эти рефлексы формируются непременно независимо друг от друга. Например, во многих ситуациях при образовании классического условного рефлекса изучаемая реакция (например, слюноотделение) сопровождается также реакцией со стороны скелетных мышц, которая может стать условной по схеме оперантных реакций; в тех случаях, когда такие реакции скелетных мышц отсутствуют, выработать условный рефлекс оказывается делом чрезвычайно сложным, хотя это иногда и удавалось [2250, 2656]. И наоборот, во многих случаях выработка инструментальной реакции сопровождается классическим условным рефлексом. Эллисон и Конорский [650] смогли, однако, продемонстрировать независимость инструментальной реакции от классического условного рефлекса. В их опыте собака должна была до тех пор реагировать на первый раздражитель, пока не предъявлялся второй, за которым следовало пищевое подкрепление. Оказалось, что первый раздра-

житель вызывал инструментальную реакцию, не сопровождавшуюся слюноотделением, тогда как второй вызывал слюноотделение. Так удалось разделить инструментальную и классическую условные реакции.

Вторая проблема, возникающая при сопоставлении классических и инструментальных реакций, касается их связи с висцеральными реакциями и реакциями скелетных мышц. Раньше считалось, что классическая методика применима к первым реакциям, а оперантная — ко вторым. Если бы висцеральные реакции можно было сделать условнорефлекторными только путем выработки классического условного рефлекса, то это означало бы, что их можно выработать и поддерживать только с помощью раздражителей, которые вызывали раньше такой же висцеральный ответ. Если бы их можно было сделать инструментальными, то в таком случае их можно было бы и выработать, и поддерживать различными способами. Итак, рассматриваемая проблема имеет большое значение. Миллер [1746] неоднократно пытался опровергнуть распространенную в свое время точку зрения о невозможности выработки висцеральных инструментальных реакций, и целый ряд работ, вышедших недавно из его лаборатории, подтверждает его правоту. Так, было показано, что если у собак, испытывающих жажду, подкреплять водой возникающее время от времени спонтанное слюноотделение, то происходит постепенное его увеличение, тогда как у собак, вознаграждаемых в моменты отсутствия слюноотделения, оно постепенно уменьшается (рис. 175). Исследование корреляции, проведенное в этом эксперименте, исключает возможность какой-либо реакции со стороны скелетных мышц, которая могла бы играть роль опосредующего механизма [1748]. Еще более показательные результаты получены в работе, в которой использовалась частота сердечных сокращений [2426]. Крыс обучили нажимать на рычаг, причем подкреплением служило электрическое раздражение мозга (см. разд. 9.4 и 12.2). Затем мозг раздражали либо при относительно высокой, либо при относительно низкой частоте сердечных сокращений. Было отмечено соответственное увеличение или уменьшение частоты сердечных сокращений. Поскольку эксперименты проводились на кураризированных животных, возможность опосредования реакции через скелетную мускулатуру полностью исключалась. В этом эксперименте изменение частоты сердечных сокращений было довольно небольшим, но в другой работе [1749] удалось показать, что, давая подкрепление только при все большем изменении частоты сердечных сокращений, можно изменить ее почти на 20% (рис. 174). Крыс обучали также реагировать изменением частоты сердечных сокращений на разные условные сигналы. В дальнейшем Миллер [1747] и его сотрудники (см. также [584]) показали, что инструментальное обучение возможно для многих висцеральных реакций, таких, как частота сердечных сокращений, перистальтика кишечника, артериальное давление, образование мочи и общий характер ЭЭГ. По крайней мере в некото-

рых случаях эффект, полученный при обучении кураризированного животного, сохраняется и после прекращения действия кураре.

Следует отметить, что различие между скелетной и висцеральной мускулатурой с эмбриологической и филогенетической точек зрения далеко не так абсолютно, как может показаться (см., например, [820]). Например, значительная часть жаберной мускулатуры рыб, хотя и напоминает по своей структуре скелетные мышцы, развивается подобно висцеральным мышцам из латеральной пластинки мезодермы.

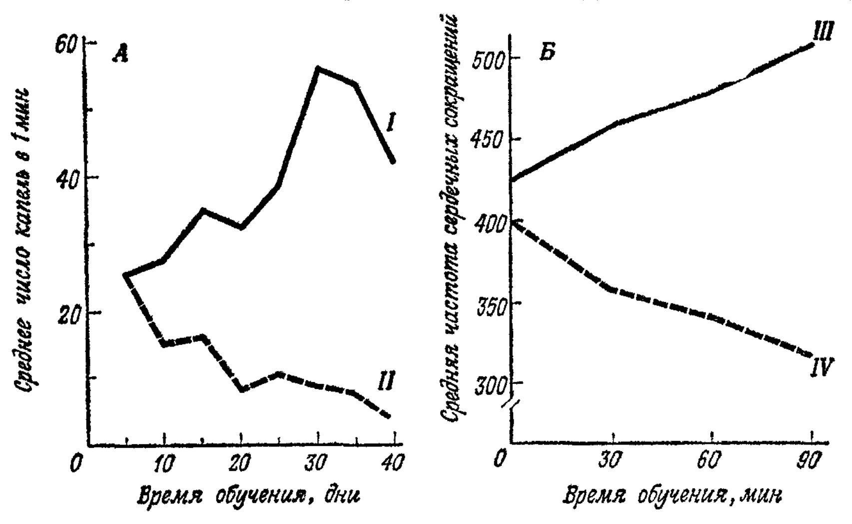


Рис. 175.

А. Усредненные кривые для инструментального обучения испытывающих жажду собак, у которых подкреплением увеличения (*I*) или уменьшения (*II*) слюноотделения служит вода [1748]

Б. Усредненные кривые инструментального обучения кураризированных крыс, подкрепляемых раздражением «центра удовольствия» при увеличении (*III*) или уменьшении (*IV*) частоты сердечных сокращений [1749].

С точки зрения эмбриологии маловероятно, чтобы регуляция активности этих систем при обучении осуществлялась различными механизмами.

Хотя выделение классических и инструментальных условных рефлексов оказалось очень полезным в лабораторных опытах, все еще существуют значительные разногласия по вопросу о том, насколько глубоки различия между ними. Во всяком случае, вряд ли такое четкое разделение существует в природе. В лабораторных экспериментах по выработке инструментальных реакций взаимосвязь между сигнальным раздражителем и оперантной реакцией первоначально отсутствует, тогда как в природе обычно имеется связь между раздражителем и соответствующей реакцией. Например, птенцы выводковых птиц клюют самые разнообразные предметы, контрастирующие с фоном. Хотя при этом им не сразу попадаются съедобные объекты,

активность некоторое время сохраняется, что очень важно, поскольку в результате птенец впоследствии научается различать съедобное и несъедобное.

Как подчеркивалось в гл. 22, все еще мало что известно о формировании и сохранении таких реакций у молодых животных, однако многие их особенности прояснились в результате исследования реакции лакания у взрослых крыс. Обычно эта реакция проявляется в виде ритмических серий, причем одна капля жидкости вызывает у крыс многочисленные лижущие движения. Частота этих движений в серии, по-видимому, не зависит от степени жажды или от концентрации предлагаемого раствора сахара. Однако эта частота возрастает с увеличением размера капли, снижается при неоднократных повторениях, и ее можно сделать условнорефлекторной по классическому методу выработки условного рефлекса. Все это позволяет рассматривать частоту лижущих движений в серии как вызванное поведение с характеристиками фазической реакции. Напротив, общая частота лижущих движений (включая и серии, и промежутки между ними) зависит и от степени жажды, и от концентрации сахара, и от режима подкрепления. Следовательно, эти характеристики питьевого поведения, так же как и первоначальное приближение к поилке, находятся под сильным контролем мотивационных факторов, связанных с актом глотания, и подчиняются они скорее всего закономерностям, которым подчиняется выработка инструментальных условных реакций. Очевидно, таким образом, что механизм контроля лакания у крыс можно до некоторой степени рассматривать как переплетение реакций типа респондентов и оперантов. Однако даже и в этом случае наблюдаются некоторые отклонения от того, чего следовало ожидать; так, частота лизания при режиме подкрепления с фиксированным отношением подкрепляемых и неподкрепляемых нажатий уменьшается в отличие от того, что наблюдается при гораздо чаще изучаемых реакциях клевания или нажатия на рычаг [1188, 1189]. Дальнейшие исследования такого рода раздражителей и реакций могли бы быть крайне интересны как для этологов, так и для специалистов в области теории обучения.

Толменовская концепция способностей (capacity laws)

Теоретики, о которых до сих пор шла речь, работали с небольшим числом видов животных. Если исходить из соображений экономности, то их попытки интерпретировать различные аспекты обучения с помощью ограниченного числа принципов выглядели весьма успешными. Однако по мере увеличения числа исследуемых видов разнородность феноменов обучения проступала более явственно. Об этой разнородности всегда следует помнить. Учитывая это, Толмен [2414, 2415] отказался от мысли классифицировать все многообразие типов обучения и предпринял попытку свести действия животных в более или менее стандартных ситуациях обучения к различным

типам способностей к обучению. Ниже мы их перечисляем [1037]:

а) формальная способность предвидеть результат собственных действий, т. е. способность ожидать появления раздражителя и действовать соответственно с этим;

б) способность к различению и манипулированию;

в) способность к сохранению опыта;

г) способность предвидеть результат собственных действий, необходимая в случае альтернативного выбора в месте разветвления лабиринта, обходных путей и т. д.;

д) способность к формированию представлений, позволяющая, например, сравнивать альтернативные возможные пути решения задачи;

е) «творческая гибкость».

Толмен рассматривал три типа экспериментов по обучению: выработку классических условных рефлексов; обучение методом проб и ошибок в лабиринте; «творческое» обучение. Затем он интерпретировал каждый из этих экспериментов, исходя из приведенной выше классификации способностей, природы предъявляемой информации и способа ее предъявления. Оказалось, что для интерпретации простейших случаев обучения требуется меньше «способностей», о которых говорит Толмен, чем для интерпретации более сложных случаев; так, для классических условных рефлексов требуются только первые три типа способностей. Обучение методом проб и ошибок включает еще и четвертый тип, а в более сложных случаях оказывается необходимым пятый. Наконец, для творческого обучения необходима также «творческая гибкость».

Классификация типов обучения по Торпу

Торпу [2375] принадлежит обзор, наиболее полно охватывающий вопросы, связанные с обучением у животных; проблему многообразия типов обучения он решает по-своему. Торп использует описательный подход к классификации типов обучения и считает, что у различных видов могут быть и разные механизмы, ответственные за обучение; он оставляет открытым вопрос о том, в какой мере случаи однотипного обучения у представителей разных таксономических типов обусловлены сходными механизмами.

Привыкание

Привыкание определяется как «относительно устойчивое ослабление реакции вследствие многократного предъявления раздражителя без какого бы то ни было подкрепления». Кроме того, оно характеризуется специфичностью в отношении определенного раздражителя; относительная устойчивость привыкания отличает его от процессов утомления и сенсорной адаптации. Классический пример привыка-

ния дан в работе Хэмфри [1190], в которой описана реакция отдергивания щупальца улитки (*Helix albolabris*) на механическое раздражение; при многократном раздражении реакция постепенно затухает. Подобные реакции легко обнаружить у любого животного.

Определение Торпа вынуждает нас сделать три замечания. Во-первых, словосочетание «относительно устойчивое», несомненно, вводится для того, чтобы исключить явления кратковременного ослабления реактивности (гл. 13). Следует отметить, что термин «привыкание» часто используется физиологами для обозначения такого рода кратковременных эффектов. Так или иначе, между кратковременным и долговременным явлениями не всегда легко провести границу. Во-вторых, указание на «многократное предъявление раздражителя» отнюдь не исключает непрерывной стимуляции. В-третьих, ссылка на отсутствие подкрепления поднимает один из наиболее интересных вопросов в связи с явлением привыкания, но к этому мы вернемся позднее.

Между процессом привыкания и процессом угашения инструментальной реакции существует определенное сходство, поскольку в обоих случаях речь идет об ослаблении силы ответа. Различие между ними зависит главным образом от того, каким образом формировалась реакция первоначально, и возможно, что специалисты по обучению игнорировали ранее явление привыкания именно по этой причине. Однако нужно отметить, что при угашении животное никогда не получает подкрепления, тогда как привыканием называют иногда случаи ослабления реакции, не исключающие наличия подкрепления.

Ввиду того что привыкание, по крайней мере в простых случаях, приводит только к снижению интенсивности или числа реакций, Торп считает эту форму обучения простейшей. Ослабление реактивности (что соответствует формальному критерию привыкания), длящейся в течение нескольких дней, может быть обнаружено даже в случае рефлекторных реакций спинальных крыс [863]. Однако имеется два рода фактов, позволяющих предположить, что явление привыкания не столь просто, как это кажется на первый взгляд. Мы имеем в виду прежде всего полученные Соколовым [2247] данные по угашению ориентировочного рефлекса у собак (гл. 6). Эти факты укладываются в вышеприведенное определение привыкания, однако, по всей вероятности, связаны не только с уменьшением силы реакции, но и с какой-то перестройкой в центральной нервной системе. Пока неясно, возможно ли получить аналогичные результаты на животных с более простой организацией (на улитках, например), но весьма вероятно, что механизм, лежащий в основе привыкания, в значительной мере различается у животных различного филогенетического уровня. В любом случае не известно, как следует интерпретировать эти эксперименты Соколова (гл. 6).

Вторую группу фактов мы также обсуждали ранее. Исследование реакции окрикивания у зябликов показало, что она сопровождается

сложными изменениями, которые могут вызвать впоследствии как усиление, так и ослабление силы реакции, причем действие этих эффектов прекращается с разной скоростью (см. разд. 13.5 и 13.6). Если определить привыкание как ослабление реакции, то оно является результирующей этих процессов и, следовательно, совсем не так просто, как представлялось. С другой стороны, если считать, что к привыканию относятся только сравнительно длительные процессы ослабления реактивности, то в этом случае его невозможно непосредственно измерить.

Эти замечания никоим образом не умаляют значения явлений, объединенных понятием «привыкание». Нам хотелось лишь подчеркнуть, что они гораздо сложнее, чем кажутся, и что в их основе могут лежать механизмы, сильно различающиеся по своей сложности. Связи привыкания на поведенческом уровне с нервными процессами малой длительности подробно обсуждаются Хорном и Хайндом (в печати).

Классический условный рефлекс

Известно, что образование условного рефлекса возможно просто в результате одновременной стимуляции двух зон коры ([604]; см., однако, [2476]). Кроме того, по-видимому, в процессе его выработки не обязательно и выполнение безусловной реакции; например, у собаки условнорефлекторное слюноотделение происходит, даже если в процессе выработки рефлекса слюноотделение на безусловный раздражитель блокировалось атропином [702], а условнорефлекторная реакция страха может быть выработана и у кураризированного животного [2250]. Во всяком случае, Торп, как и многие другие авторы, считает, что классический условный рефлекс является искусственно изолированным фрагментом процесса обучения; он считает поэтому, что условный рефлекс едва ли может служить той фундаментальной единицей, из которой строятся более сложные процессы обучения. Он подчеркивает, что условный рефлекс представляет собой, во всяком случае, идеализированное понятие; что раздражители фактически никогда не бывают простыми, ибо высокоорганизованные животные всегда реагируют на ситуацию в целом, различая на ее фоне раздражитель, предъявляемый экспериментатором; что условная реакция в действительности всегда носит «предвосхищающий» характер, поскольку животное ведет себя так, словно оно «ожидает» предъявления безусловного раздражителя, а не просто «соединяет» безусловную реакцию с новым раздражителем.

И в самом деле общепринятая точка зрения на условный рефлекс приводит к упрощению. Условный рефлекс — это нечто большее, чем связь нового раздражителя с безусловной реакцией, поскольку условный ответ редко бывает полностью подобен безусловной реакции и может быть лишь ее фрагментом [1038]. В том случае, когда устраняются ограничения на передвижение животного (необходимые при выработке условных рефлексов), условно-

рефлекторная реакция сопровождается поведением, которое кажется наблюдателю поиском безусловного раздражителя.

Наконец, то, что мы обычно называем условным рефлексом, может на самом деле скрывать под собой поведение различной степени сложности. Трудно не согласиться с тем, что условный рефлекс у кольчатых червей — это не более чем изменение отношения стимул — реакция, однако вполне вероятно, что условнорефлекторное слюноотделение у человека — это не просто переключение связи, но процесс, связанный с гораздо более глубокой перестройкой поведения. Таким образом, как и в случае привыкания, образование классических условных рефлексов, определяемое на уровне поведения, охватывает весьма различающиеся по своей сложности изменения (см. также [1038, 2674]).

Обучение методом проб и ошибок

Торп определяет его как «наступающее в результате подкрепления поискового поведения образование ассоциации между раздражителем или ситуацией и независимым двигательным актом (являющимся фрагментом этого поискового поведения), когда и раздражитель, и двигательный акт предшествуют подкреплению, причем двигательный акт не обязательно является врожденной реакцией на подкрепление» [2375]. Классическим примером может служить обучение животных открывать проблемные ящики и совершать побежки в лабиринте. Торп считает, что обучение методом проб и ошибок всегда включает в себя выработку как классического, так и инструментального условного рефлекса. Он полагает, что инструментальное обучение в чистом виде является такой же искусственно изолированной частью всего процесса обучения, как и классический условный рефлекс.

Поведение, объединенное под рубрикой обучения методом проб и ошибок, крайне разнообразно по своей сложности. Изменения, отвечающие большинству критериев этого типа обучения, обнаружены у обезглавленных тараканов и даже у фрагмента тела таракана, содержащего брюшной ганглий, пару конечностей и связанные с ними мышцы. Такой препарат помещался над водой таким образом, что если нога таракана была выпрямлена, то цепь замыкалась и через препарат проходил электрический ток. Через несколько минут нога сгибалась и некоторое время оставалась согнутой; при последующем раздражении период, в течение которого она оставалась согнутой, увеличивался. В случае контрольных препаратов, которым наносили такое же число ударов током, но в случайном порядке, независимо от положения конечностей, описанного эффекта не отмечалось [1148, 1963]. Этот эффект сохранялся несколько часов, после чего устойчивость обучения оценить оказывалось невозможным. В дальнейшем Хойл [1160] показал, что управление мышцей, поднимающей конечность, зависит только от частоты поступающей на

эту мышцу эфферентной импульсации. Это было установлено воздействием на нерв электрическим током в моменты, когда частота импульсов в нем была выше или ниже определенного уровня. Таким образом, у насекомого должна была происходить оценка частоты импульсов в эфферентном нерве и связывание определенных ее значений с избеганием удара. Это может играть важную роль в долговременной регуляции позных рефлексов [1153].

У разных животных критерии обучения методом проб и ошибок в его общей формулировке охватывают явления, значительно различающиеся по своей сложности. Так, Шнейрла [2141] подчеркивал фундаментальные различия в обучении насекомого и крысы в лабиринте. Насекомое вначале осваивает отдельные точки разветвления и только затем интегрирует свои навыки, формируя тем самым стереотипный путь, тогда как у крыс обучение деталям обстановки и их интеграция происходят с первой же побежки. Кроме того, обучившись однажды проходить лабиринт, насекомые с трудом обучаются проходить его в обратном направлении или при внесении в него некоторых изменений, тогда как крысы легко справляются с этой задачей (см. также [2535]).

Как и в случае классического условного рефлекса, можно сказать, что обобщения по поводу обучения методом проб и ошибок могут привести к неоправданным упрощениям. Во многих случаях такое обучение нельзя описать только как образование новых связей типа стимул — реакция, и поэтому для объяснения требуется постулировать довольно сложные промежуточные переменные, о чем мы будем говорить далее (см. разд. 24.4).

Латентное обучение

Торп определяет его как «образование ассоциации между индифферентными раздражителями или ситуациями в отсутствие явного подкрепления». В большинстве экспериментов по обучению в лабиринте животные получают подкрепление в целевой камере. Если крысу ежедневно держать в лабиринте без всякого подкрепления, то число допускаемых ею ошибок уменьшается гораздо медленнее, чем у животных, получающих подкрепление. Однако стоит крысам, не получавшим ранее подкрепления, начать через несколько дней давать в целевой камере подкрепление, как выполнение побежек в лабиринте резко улучшается, быстро достигая уровня, характерного для животных, получавших подкрепление на протяжении всего обучения. Следовательно, животные должны были чему-то научиться уже во время неподкрепляемых проб; обучение их было «латентным» и никак не отражалось на выполнении побежки до тех пор, пока не было активировано поощрением. В этом случае говорят, что крыса первоначально обучается тому, «что куда ведет», точно так же как она обучается взаимоотношению между объектами, когда исследует их новое пространственное расположение (см. разд. 24.4). В общем

можно сказать, что крыса «обучается» условным вероятностям связей между раздражителями.

Латентному обучению посвящено множество работ, которые подробно обсуждаются в обзорах Тистельтуэйта [2352], а также Мак-Коркодейла и Мила [1584]. Сюда относятся, в частности, исследования по обучению в лабиринте при подкреплении, не соответствующем ведущей мотивации. Так, голодную, но не испытывающую жажды крысу вынуждают проходить Т-образный лабиринт, в котором один коридор приводит к пище, а другой — к воде. Если впоследствии та же крыса будет испытывать жажду, то она начнет выбирать коридор с водой. Это означает, что процесс обучения шел и в отсутствие соответствующей мотивации. В своем критическом обзоре литературы Мак-Коркодейл и Мил [1584] пришли к выводу, что существование латентного обучения подтверждается подавляющим большинством экспериментов.

Существенным элементом определения латентного обучения по Торпу является отсутствие поощрения. Однако одного этого недостаточно, чтобы отличить его от обучения методом проб и ошибок. Как мы увидим, многие теоретики считают, что при обучении методом проб и ошибок подкрепление несущественно; следовательно, оно не отличается в этом отношении от латентного обучения. Даже сторонники представления о подкреплении считают, что никаких различий в данном случае нет; так, Халл [1186] пришел к выводу, что прочность навыка не зависит от величины подкрепления, так что любое «латентное» обучение возможно при некотором минимальном подкреплении, скажем в результате возвращения в привычную клетку после прохождения лабиринта; таким образом, оно неотличимо от обучения методом проб и ошибок (см., однако, [2511]).

В дальнейшем мы увидим, что между этими формами обучения и в самом деле существует тесная связь. По крайней мере у высокоорганизованных животных обучение методом проб и ошибок может состоять из двух процессов: обучение характерным признакам ситуации и использование его для выполнения соответствующих задач. Латентное обучение связано лишь с первым процессом.

Обучение по типу инсайта

По Торпу, это — «образование новой адаптивной реакции в результате инсайта», который определяется как «улавливание отношений». Полемика по вопросу о том, принципиально ли отличается обучение по типу инсайта от обучения методом проб и ошибок или дело здесь только в степени, ведется давно. Этот спор затянулся главным образом потому, что инсайт объясняли формированием понятий, тогда как обучение методом проб и ошибок — образованием ассоциаций. К этому вопросу мы еще вернемся.

Торп относит сюда же и запечатление, но, как мы отмечали ранее (см. разд. 21.5), характерные особенности запечатления больше зави-

сят от ситуации, чем от самого процесса обучения. Кроме того, к инсайту он относит также «подражание», но делает оговорку, что под этим термином часто подразумевают совершенно различные явления поведения, а именно:

1. Облегчение под влиянием общения с сородичами; здесь имеется в виду выполнение уже имеющегося в репертуаре животного поведенческого акта в результате выполнения его другими особями. Зевание — самый тривиальный пример такого поведения у человека. Поскольку эффект этот проявляется немедленно, обучение здесь совсем не обязательно, хотя тенденция к этому виду облегчения может, конечно, зависеть и от обучения.

2. Местная тенденция к усилению реакций; под этим понимается усиление тенденции реагировать на какую-то деталь окружающей среды в результате реакции на нее других особей. Например, распространение навыка открывать молочные бутылки в одной популяции синиц *(Parus)*, описанное Хайндом и Фишером [1068], отчасти зависит именно от этого фактора. Клопфер [1362] более тщательно проанализировал один пример такого рода: зеленушка *(Chloris chloris)*, обучившаяся различать съедобные и несъедобные объекты, начинает ошибаться, если видит, как действует необученная особь. Отмечают и обратное: птица может обучиться избегать потенциально опасной ситуации, наблюдая за поведением уже обученных птиц [1360]; впрочем, когда раздражители не вызывают сильного испуга, это обучение не всегда оказывается успешным [2187].

3. Истинное подражание; Торп называет этим термином «копирование поведенческих актов или звуков, которые не могут возникнуть иным путем». Он полагает, что, не считая подражания разным звукам у птиц (см. раз. 19.5), подлинное подражание свойственно только приматам (см., например, [961, 1319]). Эта классификация, несомненно, полезна для исследований подражания, хотя многие примеры подражания трудно отнести к какой-то одной из названных категорий. Так, Даусон и Фосс [520] показали, что волнистый попугайчик *(Melopsittacus)* может научиться снимать крышку с кормушки тем же движением, каким делает это обученная птица, за которой он имел возможность наблюдать; однако этот факт едва ли укладывается в торповскую категорию истинного подражания, так как самый характер движения не был для птицы новым. По описанию ван Лавик-Гудолл [1472], молодые шимпанзе обучаются пользоваться травинками для извлечения термитов (см. разд. 19.3) в присутствии матери; это позволяет предположить, что подражание в данном случае относится ко всем трем категориям.

В заключение снова приведем два важных замечания относительно классификации типов обучения, подчеркнутые самим Торпом. Во-первых, между приведенными категориями нет четких границ и они частично перекрываются. Во-вторых, в каждой из них можно обнаружить примеры, сильно различающиеся по сложности. Следует отметить, что все категории обучения, выделяемые Торпом,

могут быть связаны с перцептивным обучением (разд. 20.3 и 24.4), причем его вклад и важность этого вклада различны в зависимости от реакции и от типа, к которому относится животное.

24.3. НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ПРЕПЯТСТВУЮЩИЕ ОБУЧЕНИЮ

Мы уже отмечали, что обучению могут препятствовать некоторые факторы, не обязательно связанные со способностью животных к обучению. Обычно это обстоятельство выпадает из поля зрения, поскольку экспериментальные ситуации, в которых исследуются различные свойства обучения, как правило, выбираются таким образом, чтобы по возможности гарантировать обучение. Поэтому имеет смысл кратко рассмотреть факторы, ограничивающие проявление способности животных к обучению. Во-первых, существуют ограничения в отношении раздражителей, на которые может реагировать животное и которые, следовательно, могут стать условными. Частично это определяется возможностями сенсорно-перцептивных механизмов (гл. 4 и 6). Из раздражителей, на которые способно реагировать животное, одни с большей вероятностью вызывают реакцию, чем другие, и соответственно животное обучается реагировать на одни в большей, а на другие в меньшей степени (гл. 20 и 21). Но даже если организм легко реагирует на некоторые раздражители в одних ситуациях, то в других его способность к соответствующему обучению может быть ограничена. Например, осьминог довольно точно соразмеряет свои хватательные движения с весом предметов, однако выработать у него дифференцировку объектов только по их весу не удается (см. разд. 4.2). Кроме того, реакции на многие раздражители могут быть видоспецифичными, индивидуальными или зависеть от ситуации (гл. 21), и каждый из них может впоследствии вызывать у животного условнорефлекторную или какую-либо иную реакцию. Приведем три примера. Зяблик отбирает из всех звуков, которые он слышит, те части видовой песни, которые он затем будет воспроизводить в качестве своей полной песни (гл. 19). Оса *Bembex rostratus* гораздо лучше запоминает характерные признаки местности в районе своего гнезда в момент вылета, а не непосредственно перед возвращением [1222]. Аналогично этому пчелы могут научиться ориентироваться по объектам, имеющим сложную форму, когда возвращаются в улей или вылетают из него, но если те же раздражители предъявляются как сигналы, указывающие на наличие или отсутствие пищи в экспериментальной кормушке, то в этом случае пчелы не способны использовать их (см. разд. 5.2).

Реактивность к различным раздражителям ослабевает с разной скоростью (гл. 13). Можно предположить, что скорость привыкания для разных реакций в таких случаях определена естественным отбором. Но еще важнее тот факт, хотя его нередко и упускают из виду, что ситуации, которые могут служить подкреплением, также определены естественным отбором [1573]. Ведь подкрепляющее значение

пищи, воды или тепла зависит не столько от присущих этим раздражителям свойств, сколько от потребностей самого животного. Видоспецифичность реакций на многие раздражители, служащие подкреплением, становится гораздо очевиднее, когда обучение начинают исследовать не в обычных лабораторных условиях и когда исследуют свойство других раздражителей, помимо пищи и воды, служить подкреплением ([2293], а также разд. 24.5).

Одни виды могут обучаться в ситуациях, в которых другие не могут этого сделать, хотя в их *способности* к обучению никакой разницы обнаружить не удается. Примером может служить ориентация ушастого окуня (Centrarchidae), обитающего только в северном полушарии, и цихлидовой рыбы *(Aequidens portalegrensis)*, обитающей по обе стороны экватора. Выращенные при искусственном освещении ушастые окуни могут ориентироваться по солнцу с первого же раза, но только в том случае, если солнце движется так, как в северном полушарии. Цихлиды же в зависимости от того, как двигалось солнце в первом опыте, могут ориентироваться либо по «северному», либо по «южному» солнцу (Брэмер и Швассман, цит. по [1573]).

Кроме того, известно, например, что обыкновенные стервятники *(Neophron percnopterus)*, найдя яйцо страуса, приносят камень и бросают его на яйцо до тех пор, пока оно не разобьется [1473]. В то же время ни у одного другого близкого вида грифов до сих пор ничего подобного не наблюдалось, хотя их эффекторный аппарат, очевидно, вполне приспособлен к бросанию камней. Поэтому крайне маловероятно, чтобы у этих видов грифов даже в экспериментальной ситуации удалось выработать условную реакцию бросания камня. Еще один пример — шимпанзе, которых совершенно невозможно научить полностью использовать возможности своего голосового аппарата [961, 1319].

Следует также рассмотреть половые различия в способности к обучению. Установлено, что возможность спаривания может служить для самцов крыс подкреплением; они осваивают инструментальные реакции, которые приводят их к самкам, готовым к спариванию. Однако самки в эструсе пробегают коридор, ведущий к активным в половом отношении самцам, не быстрее, чем к пассивным. На этом основании был сделан вывод, что «у самок крыс спаривание не может служить подкреплением при выработке инструментальных реакций» [292]. Однако не исключено, что если бы инструментальными реакциями послужило прекращение передвижений или даже подставление, то эффект подкрепления можно было бы обнаружить.

Известен еще один пример того, как от выбора оперантной реакции может зависеть выработка условной реакции [2185]. У самцов колюшки, для которых подкреплением была возможность ухаживать за самками, вскоре обнаруживается резкое возрастание частоты проплывания через кольцо. В то же время реакция кусания прутика, подкрепляемая таким же образом, достигает лишь умеренной интенсивности; в период угашения наблюдается высокая частота этой

реакции. Предполагается, что низкая частота реакций при наличии подкрепления обусловлена тормозным влиянием реакций ухаживания на агрессивную реакцию кусания. Когда же в качестве подкрепляющего фактора использовалась возможность агрессивного поведения по отношению к другому самцу, отмечалась высокая частота реакции кусания.

Изменения в процессе созревания также могут накладывать свои ограничения на способности к обучению. Например, зяблики к 14-му дню жизни уже могут прыгать по земле и время от времени клевать землю. Однако даже при изобилии корма они умрут с голоду, если их не покормят свои или приемные родители. И никакое обучение тут невозможно; если пищу постепенно опускать к земле, то птенец просто перестает смотреть на нее и только тогда раскроет клюв, когда ее держат прямо перед ним (Стивенсон, личное сообщение).

Наконец, в природных условиях обучение может быть лимитировано факторами среды; так, у выводковых птиц происходит запечатление родителей, а не каких-то иных заметных объектов, потому что именно родители всегда находятся с птенцами.

Итак, то, чему животное способно научиться, определяется разными факторами. Анализ этих ограничивающих факторов очень важен для выяснения условий, необходимых для осуществления процесса обучения.

24.4. ТЕОРИЯ «ПОЗНАНИЯ» (COGNITIVE THEORY) И ТЕОРИЯ S—R-СВЯЗЕЙ

Обучение, по крайней мере у высших животных, редко сводится лишь к простому изменению отношений между внешними раздражителями и реакциями. Поэтому многие теоретики заполняли «пространство» между стимулом и реакцией различным гипотетическим содержанием, хотя единого взгляда на природу этих внутренних событий не существует. Психологи, стоящие на бихевиористских позициях, считают, что эти события представляют собой скрытые последовательности стимул — реакция, и особо подчеркивают роль кинестетических раздражителей как факторов, ответственных за интеграцию поведения. С другой стороны, сторонники теории «познания» придают особое значение перестройке центральных нервных процессов, причем эти процессы, как полагают, отличны от формирования цепей стимул — реакция. Различие этих подходов проще всего выразить следующим образом: для того чтобы объяснить процесс обучения в лабиринте на основе связей стимул — реакция, необходимо выяснить, какие реакции должны быть осуществлены на соответствующие раздражители, тогда как объяснение с точки зрения теории «познания» предполагает формирование некой «мысленной схемы» лабиринта, т. е. знания того, «что куда ведет», или вероятности следования друг за другом определенных раздражителей. В действительности большинство экспериментов по обучению можно интерпретировать на

основе обеих точек зрения, и приверженцы обоих направлений обнаруживают замечательную изобретательность, привлекая для доказательства своих теорий все новые и новые факты [1882]. Спор этот не нов, и мы не станем вдаваться во все его детали, однако имеет смысл рассмотреть некоторые эксперименты, проливающие свет на природу центральных изменений, возникающих в различных ситуациях, связанных с обучением.

Образование связей между индифферентными раздражителями (сенсорное «предобусловливание»)

Для начала следует обсудить один старый эксперимент. Собаке предъявляли через некоторые интервалы времени звуковой раздражитель, за которым каждый раз следовал зрительный раздражитель; при этом никакого явного обучения не обнаруживалось. Затем вырабатывалась условная реакция на один из этих раздражителей. Оказалось, что эта же реакция может быть вызвана и вторым раздражителем [340]. Следовательно, при первоначальных предъявлениях между этими раздражителями должна была установиться связь. Хотя ранние эксперименты по такому «сенсорному предобусловливанию» проводились без адекватного контроля, все же сам факт существования этого вида обучения не вызывает сомнений (см. обзор [2178]). Подобные эксперименты, по-видимому, демонстрируют образование прямых связей между раздражителями, однако их результаты не создают каких-либо серьезных трудностей для теории обучения на основе S—R-связей; в самом деле, скрытые последовательности связей S—R могут служить здесь промежуточными звеньями. Действительно, Паркс [1896] установил, что частое повторение двух таких раздражителей препятствует формированию ассоциации между ними, и, по его мнению, этот факт свидетельствует в пользу той точки зрения, что в сенсорном предобусловливании «посредником» служит ориентировочная реакция.

Перцептивное обучение

Позднее было показано, что особенности перцептивного опыта, приобретенного в процессе развития организма, хотя и никак не обнаруживаются в текущем поведении, могут проявиться в дальнейшем, что можно выявить соответствующими тестами. Мы уже говорили, что крысы, которым в раннем возрасте дают возможность ознакомиться с кругом или с треугольником без какого бы то ни было подкрепления, впоследствии будут обучаться их различению легче, чем крысы, не имевшие предварительного опыта (см. разд. 20.3). Совокупность процессов, увеличивающих готовность или способность организма отвечать на различные изменения внешней стимуляции, называют обычно «перцептивным обучением» [798]. Торп [2375]

подчеркивал важность явления перцептивного обучения для самых разных животных. Он полагает, что даже самый простой раздражитель соотносится с другими раздражителями, а потому восприятие всегда охватывает эти отношения. Виды, которым, по Торпу, необходимо перцептивное обучение (гл. 20), используют его для формирования в дальнейшем посредством различных форм обучения способности реагировать на значимые сигналы, исходящие из среды.

Концепция перцептивного обучения в свою очередь не избежала критики прежде всего за неадекватность и неконструктивность определения этого термина [248]. Факт перцептивного обучения может быть обнаружен только по изменениям в поведении; отличается ли этот вид обучения от обучения при классической условной или инструментальной реакции — все еще не ясно. Согласно одному из критериев, о перцептивном обучении можно говорить в том случае, если организм реагирует на определенный тип раздражителя все более и более избирательно в отличие от того, что имеет место при выработке условной реакции, когда реакция животных на другие близкие раздражители постепенно генерализуется. Однако далеко не просто судить о том, что на самом деле происходит по мере выработки условной реакции — увеличение или уменьшение градиента генерализации [1038]. Так или иначе, трудно обнаружить такой случай формирования условного рефлекса, в котором не участвовало бы перцептивное обучение; в то же время ситуации, в которых формируются условные рефлексы, в операциональном отношении, по-видимому, нисколько не напоминают ситуации, в которых изучается перцептивное обучение.

Вторая трудность возникает в связи с утверждением, что перцептивное обучение не зависит от подкрепления. Так, Керпельман [1335] обнаружил, что если в «предэкспозиционный» период раздражители ежедневно удалять на 2 ч в период кормления, то такое предварительно не подкрепляемое знакомство с раздражителями оказывает меньшее влияние на последующее выполнение крысами задач на различение. Следовательно, как он полагает, здесь важную роль играет дифференцированное подкрепление. Однако уже отмечалось (см. разд. 20.4), что установление «стимульного контроля», по-видимому, зависит от дифференцированного подкрепления; это справедливо и для перцептивного обучения, так что различие может оказаться скорее кажущимся, нежели фактически существующим.

Так или иначе, эксперименты по перцептивному обучению показывают, что опыт может вызвать изменения, которые не выражаются немедленно в изменениях поведения. Это вовсе не обязательно означает, что при таком обучении не имеет места никакая реакция. Мы уже видели, что у высших млекопитающих ознакомление с признаками зрительно-двигательного пространства включает сопоставление стимуляции, поступающей по каналам обратной связи в результате выполнения некоторой реакции, с ожидаемой обратной

связью (см. разд. 20.8—20.10); обучение протекает по схеме S—R—S, а не точно по схеме S—S. Неизвестно, всегда ли перцептивное обучение опосредуется какой-то реакцией (например, движениями глаз).

Двустадийное обучение различению

Во многих экспериментальных ситуациях по исследованию обучения могут возникать такие центральные изменения, которые не проявляются непосредственно в поведении. Лоуренс [1474, 1475] показал, что приобретенная животным способность к различению двух раздражителей до некоторой степени независима от реакции, которую должно при этом выполнить животное. Например, крысы, обученные распознавать два сигнала в одной ситуации, могли переносить полученный опыт на новые ситуации даже в том случае, когда значение этих сигналов менялось на противоположное. Лоуренс интерпретировал эти результаты, предположив существование некой опосредующей реакции, благодаря которой эти сигналы оказываются в большей мере различимыми (см. также [660, 661, 2150]).

Позднее Сазерленд [2309] выдвинул предположение, согласно которому процесс обучения различению состоит из двух стадий. Вначале животное обучается реагировать на те качественные признаки двух ситуаций, по которым они больше всего различаются, например усваивает, что выбор следует делать, скажем, по яркости или форме объектов, а затем уже научается связывать с этими признаками определенные реакции. Сазерленд считает, что подкрепление какой-либо попытки будет увеличивать вероятность того, что впоследствии животное начнет обращать внимание на тот же характерный признак. (Мы уже отмечали, что термином «внимание» часто пользуются, чтобы замаскировать свое незнание. Но в данном случае мы просто хотим показать с его помощью, что поведение животного определяется каким-то одним свойством раздражителя, а не другим; мы предпочитаем говорить о «внимании», а не о «переключении в анализаторах», хотя и тот и другой термины относятся к анализу одного и того же аспекта ситуации.)

Гипотеза двустадийного обучения различению позволяет сказать, влияет ли какой-либо способ обучения на усиление одной из стадий по сравнению с другой, и, таким образом, позволяет учесть многие результаты, которые без этого допущения объяснить было бы весьма сложно. Так, известно, что если крыс или осьминогов сначала обучить различению, а затем изменить значение условных сигналов на противоположное (переделка), то новой задаче они будут обучаться быстрее, если при обучении первой задаче их перетренировали. В соответствии с выдвинутой гипотезой первая стадия, т. е. обучение выделению существенных признаков, продолжается и в период перетренировки (хотя это и не сказывается на выполнении задачи); при изменении значения условных сигналов на противоположное резуль-

тат этого обучения продолжает сохранять свое значение, и потому перетренированные животные лучше «вооружены» для решения задач типа переделки [1614].

Следовало бы ожидать, что этот эффект перетренировки при переделке наиболее ярко проявится в том случае, когда в процессе первоначального обучения различению будет введено много несущественных признаков и (или) когда существенный сигнал выделяется не очень заметно. При этом перетренированные животные продолжали бы обращать внимание на существенный признак и после изменения значения раздражителей, тогда как у неперетренированных животных внимание скорее всего переключалось бы на признаки, не существенные для соответствующей задачи. В опытах по сериям переделок действительно было показано, что улучшение решения задач у крыс зависит от числа несущественных признаков (см., например, [1614]). Точно так же осьминоги гораздо быстрее обучаются переделке после перетренировки в первоначальной задаче на различение, если в нее вводятся несущественные признаки [1620].

Макинтош [1612] объясняет процесс угашения на основе этой же гипотезы у неперетренированных и перетренированных животных. У первых угашение затрагивает главным образом первую стадию обучения распознаванию (выделение существенного признака ситуации), тогда как у вторых оно влияет на вторую стадию (обучение связи реакций с раздражителями). С тех же позиций удается интерпретировать и другие факты: вредные последствия перетренировки на переключение, не связанное с переделкой, некоторые особенности переноса обучения, а также эффект частичного подкрепления (см. [1614—1616, 2320] и обзоры [2314, 2315]).

Однако некоторые эксперименты, по-видимому, противоречат этой гипотезе. Во-первых, не доказано, что перетренированные животные всегда лучше решают задачи по переделке. Хотя во многих экспериментах на крысах, осьминогах и голубях [2606] был получен положительный эффект, однако даже в опытах на крысах отмечались отклонения от этого правила [1578]. В исследованиях на кошках и обезьянах, многократно использовавшихся в экспериментах [212], цыплятах [1616] и рыбах *(Macropodus opercularis)* [2501] и серебристом карасе [1621] было показано, что перетренировка замедляет обучение при переделках. В экспериментах на котятах, не участвовавших ранее в опытах [1080], не удалось обнаружить облегчения переделки при перетренировке, хотя при этом строго соблюдались условия, которые, по Макинтошу [1612], приводят к положительному эффекту (т. е. наличие многочисленных несущественных признаков и не слишком резкое отличие существенных признаков от остальных, так что они первоначально не вызывают пристального внимания).

Однако, как полагают Макинтош и др. [1621], такие результаты могут объясняться тем, что у изученных животных перетренировка не оказывает дифференцированного влияния на две стадии обучения.

В подтверждение этой точки зрения они приводят следующие данные: если перетренировка облегчает переделку, то у неперетренированных животных первая стадия угасает быстрее, чем процесс, связанный с присоединением реакции к раздражителю. Если же такого облегчения переделки не отмечается, то угашение обеих стадий происходит примерно с одинаковой скоростью, сколько бы ни продолжалась перетренировка. (При этом оба варианта могут встречаться как у представителей одного вида, так и у представителей разных видов.) Кроме того, Макинтош [1618] подтвердил вывод, согласно которому перетренировка облегчает переделку при решении сложных задач на различение и при использовании большего подкрепления.

Еще одно затруднение связано с тем, что животные быстрее обучаются задачам на различение, если два раздражителя предъявляются одновременно [2499] и если оба они оказываются значимыми.

Обычно предполагается, что животное затрачивает на освоение каждого из раздражителей столько времени, сколько бы это заняло, если бы раздражители предъявлялись по отдельности. Но это противоречит теории Сазерленда, согласно которой чем больше внимания животное обращает на один раздражитель и соответственно чем лучше усваивает его, тем меньше оно может обучиться другим; поэтому скорость обучения при одновременном предъявлении обоих раздражителей будет меньше, чем при предъявлении их по отдельности [2319]. В пользу этой точки зрения можно привести следующий факт. Если крысам дается задача с двумя значимыми раздражителями, то при некотором фиксированном числе попыток наблюдается отрицательная корреляция между количеством информации, усвоенной крысами о каждом из признаков [2318]. Еще одно следствие гипотезы Сазерленда, согласно которому при предъявлении двух значимых раздражителей крысы должны хуже усвоить один из раздражителей, чем при предъявлении только одного значимого раздражителя, нашло лишь частичное подтверждение. Когда использовались зрительные раздражители, крысы, которым предъявляли два значимых раздражителя, освоили один из них лучше, чем крысы, которым предъявляли лишь один значимый раздражитель. Однако если один раздражитель был зрительным, а другой тактильным, то большему научились крысы, которым предъявлялся лишь один значимый раздражитель [2317]. Как бы то ни было, все это детали теории, не затрагивающие основного положения о том, что процесс различения происходит в две стадии.

Третья трудность связана с тем, что крысы, перетренированные при обучении задаче по различению положения в пространстве, обучаются переделке не быстрее, чем неперетренированные. Макинтош [1617] объясняет это расхождение с результатами, полученными в экспериментах со зрительным различением, тем, что обычно в этих последних присутствуют и несущественные признаки, тогда как в задачах на различение положения в пространстве такие признаки

отсутствуют. Кроме того, он предполагает, что при перетренировке происходит постепенный переход с внешнего контроля на проприоцептивный, а переделка не может осуществляться до тех пор, пока не будет восстановлен внешний контроль (см. также [1575]).

Наконец, следует упомянуть эксперимент Зигеля [2217]. Хотя он и подтверждает некоторые данные относительно причин влияния перетренировки на осуществление переделки, однако заставляет сделать вывод, что теория двустадийности все же не совсем верна. Крыс тренировали или подвергали перетренировке в задаче на различение, в которой предъявлялось два набора раздражителей (животное должно было отличать черные фигуры от белых или от фигур, имеющих текстуру). Затем им давались задачи на различение при одновременном или последовательном предъявлении раздражителей, причем в этих тестах либо значение раздражителей менялось на противоположное (изменение в пределах одной модальности), либо существенными становились другие раздражители (изменение модальности). Как и ожидалось, облегчающий эффект перетренировки сказался на выполнении задач при одновременном предъявлении раздражителей и изменении в пределах одной модальности. Однако в случаях изменения модальности в задачах, когда раздражители предъявлялись одновременно, перетренировка не оказывала неблагоприятного влияния, хотя этого можно было ожидать в случае, если первоначальное обучение осуществлялось со значимыми раздражителями одной модальности. Кроме того, в то время как в тестах с последовательно предъявленными раздражителями при изменении в пределах одной модальности обучение шло быстрее, чем в задачах с последовательным предъявлением раздражителей и с изменением модальности, перетренировка не облегчала дальнейшего обучения в задачах с последовательно предъявляемыми раздражителями при изменении в пределах одной модальности и не затрудняла дальнейшего различения в задачах с последовательно предъявляемыми раздражителями при изменении модальности. Это тщательно проведенное исследование позволило Зигелю высказать предположение, что некоторые не укладывающиеся в теорию результаты можно понять, если исходить из допущения, что животные должны преодолевать первоначально имеющееся предпочтение определенного положения. Впрочем, эти интересные результаты скорее поддерживают, нежели опровергают гипотезу двустадийного обучения.

Итак, хотя точка зрения на обучение различению как на двустадийный процесс имеет достаточно веские доказательства, она встречает некоторые возражения. Если попытки формализации этой гипотезы [1575], быть может, пока преждевременны, все же есть все основания возражать против интерпретации процесса обучения различению на основе простых связей стимул — реакция, по крайней мере в случае обучения крыс и осьминогов.

Обучение пространственному расположению объектов («рефлекс на место»)

Эксперименты по усвоению расположения объектов в пространстве («рефлекс на место» — place learning) показали, что иногда освоение лабиринта гораздо проще объяснить на основе теории «познания», а не исходя из представления о последовательностях стимул — реакция. Согласно упрощенному варианту теории «стимул — реакция», у животного, освоившего лабиринт, вырабатывается фиксированная последовательность движений от исходной точки к цели. Однако некоторое экспериментальное нарушение такой последовательности движений не препятствовало достижению цели. Обученные крысы даже при тяжелых повреждениях мозжечка, вызывавших у них значительные нарушения двигательных функций, справлялись с задачами в лабиринте [1461].

В эстакадном лабиринте крыс можно обучить либо пространственному навыку (животное обучается идти всегда в одно и то же место независимо от последовательности поворотов налево и направо), либо какой-то определенной реакции (например, поворотам налево). Оказалось, что если животное имеет возможность воспринимать внешние относительно лабиринта объекты, то оно легче усваивает именно пространственный навык [2416], тогда как в противном случае легче происходит обучение данной реакции [280]. Таким образом, освоение лабиринта может происходить либо с помощью пространственных навыков, либо с помощью обучения реакциям, либо с помощью того и другого вместе — роль каждого из элементов зависит от доступных животному раздражителей, а также от стадии обучения [1322]. Другие экспериментаторы исследовали возможности выбора альтернативных путей при блокировании главного пути к цели. В целом у крыс отмечалось явное предпочтение вариантов, которые свидетельствуют в пользу «рефлекса на место», хотя оказалось, что на формирование «мысленной схемы» влияют, как это ни странно, такие факторы, как «ширина дорожки», и что эта «схема» отнюдь не является буквальным чертежом лабиринта [524, 1318, 2015]. Здесь стоит отметить, что в случае проблемы ориентации птиц при перелетах (гл. 7) теория «стимул — реакция» также не в состоянии дать какого-либо правдоподобного объяснения.

Имеются и другие эксперименты по обучению в лабиринте, свидетельствующие в пользу теории «познания»; было показано, что в лабиринтах определенных типов крысы, по-видимому, осваивают разные способы решения, которые испытывают последовательно, пока не добьются успеха [408]. Эти результаты также проще интерпретировать на основе теории «познания».

Итак, исходя из результатов всех этих экспериментов, мы приходим к выводу, что многие феномены обучения нельзя адекватно описать только при помощи последовательностей стимул — реакция. Тот, кто вопреки всему предпринял бы такую попытку, вынужден

был бы предположить, что скрытые и явные реакции организма регулируются разными поведенческими законами, но такой вывод приводит к абсурду, заставляя отказаться от теории последовательностей S—R.

Пока в этом разделе мы анализировали факты, полученные главным образом в лабораторных экспериментах на крысах. Перейдем к обсуждению некоторых исследований, проведенных на других животных (многие из этих работ мы рассматривали раньше); для объяснения всех описанных явлений, по-видимому, требуется ввести допущение об изменении в центральной нервной системе, которое первоначально может не зависеть от каких-либо изменений во внешне проявляемом поведении и которое не так-то просто истолковать на основе представления о «скрытых» последовательностях стимул — реакция.

а. Ориентация. Многие реакции ориентации у насекомых включают либо движение, которое сходно определяется стимуляцией двух разных видов (например, на свет и силу тяжести), либо движение, связь которого с раздражением одного вида изменяется со временем. Такое поведение проще объяснить, предположив существование контрольной системы с переменной внутренней моделью (золлъверт), а не на основе множественных механизмов последовательностей стимул — реакция, каждый из которых «обслуживает» свой вид ориентации наряду с дополнительным механизмом, осуществляющим выбор между ними (гл. 7). Хотя эти случаи ориентации у насекомых гораздо проще ранее обсуждавшихся здесь примеров, они представляют особый интерес в том отношении, что указывают на существование механизма, принцип действия которого может быть объяснен на основе как последовательностей стимул — реакция, так и теории «познания»

б. Образ искомого, ожидание подкрепления и избирательное внимание. Поисковое поведение в значительной степени состоит из сканирования окружающей среды, которое продолжается до тех пор, пока животное не столкнется с определенным набором раздражителей. Такой тип поведения можно понять, если предположить, что животное использует некий «образ искомого». Иными словами, поиск связан не только с изменениями поведения, но и с изменениями реактивности, которые непосредственно в поведении не проявляются (гл. 5). Аналогично, как мы видели, избирательное внимание обусловлено функционированием центральных механизмов, чувствительных к тонким оттенкам стимуляции, и не может быть понято исходя из представления о действии пассивного периферического фильтра (гл. 6).

в. Привыкание. Некоторые эксперименты Соколова по угашению ориентировочного рефлекса (см. разд. 6.4), по-видимому, могут быть объяснены лишь изменениями центрального происхождения. Сам Соколов определяет этот процесс как формирование «нервной модели». Введение этого псевдофизиологического термина позволяет

объяснить данное явление не в большей степени, чем описание его на основе теории «познания», хотя и дает толчок для дальнейших исследований (см. разд. 6.3 и обсуждение О. С. Виноградовой и Хорна в книге Хорна и Хайнда, в печати).

г. Обучение песне. Формирование видовой песни у зябликов (как мы выяснили в гл. 19), по-видимому, вначале связано с выработкой внутренней модели (зелльверт), а затем с подгонкой реакций голосового аппарата, продолжающейся до тех пор, пока не будет достигнуто соответствие с этой моделью.

д. Запечатление. Этот вид обучения, связанный с реакцией следования у выводковых птиц, мы обсуждали в гл. 21. В этом случае освоение птицами определенных раздражителей определяет способность реагировать впоследствии на эти раздражители в других ситуациях. Бейтсон показал [167], что воздействия в раннем возрасте, определяющие эффективность раздражителей, вызывающих реакцию следования в экспериментах по запечатлению, влияют также на скорость обучения, когда те же самые раздражители применяются в задачах на различение, хотя в последнем случае ответная реакция совершенно иная. Понятно, что это явление гораздо легче описать исходя из представления о первоначальном усвоении характерных признаков объекта, чем с точки зрения функционирования последовательностей стимул — реакция.

е. Формирование понятий. Долгое время проблема способности животных к формированию понятий была поводом для всевозможных домыслов, и лишь недавно она стала объектом экспериментального изучения. Гернштейн и Лавленд [1020] смогли обучить голубей реагировать на наличие или отсутствие человека на предъявляемых им фотографиях. Люди на снимке могли находиться в любом месте, быть одетыми или раздетыми, это могли быть взрослые или дети, причем в самых разных позах, они могли иметь черную, белую или желтую кожу — разнообразие было таково, что простая характеристика раздражителя практически исключалась. Таким образом, эти эксперименты позволяют предполагать у голубей весьма высокоразвитую способность к формированию понятий (см. также [1375, 1732]).

Сходный подход использовал Лер [1479]. Он обучал двух обезьян отбирать три изображения различных насекомых одинакового цвета, игнорируя изображения увядших листьев, плодов, веток и т. п., сходных по размерам и цвету. На последних этапах обучения они действительно чаще выбирали изображения насекомых, предпочитая их изображениям других естественных объектов. Подобные результаты были получены и в опыте, в котором обезьяны избирательно реагировали на изображения цветков, игнорируя изображения других частей растений. Однако обобщение в этом случае, по-видимому, зависело от немногочисленных критериев, общих для предъявляемых изображений цветков; поэтому едва ли здесь можно говорить о механизме формирования понятий.

Итак, мы теперь ясно видим, что обучение, которое на первый взгляд заключается лишь в изменениях связей между стимулами и реакциями, на самом деле связано с перестройкой центральных нервных процессов, не проявляющейся непосредственно в поведении. Но это отнюдь не означает, что все разновидности обучения должны интерпретироваться именно таким образом. Любой исследователь, изучавший низших животных и знакомый с фиксированными формами их поведения, столь свойственными им, неизбежно приходит к выводу, что адекватно описать некоторые примеры их обучения возможно исходя из представления о цепи стимулов и реакций и, более того, что какой-либо другой путь был бы ошибочным. Поэтому значение такого подхода к обучению заключается в том, что он заостряет внимание на исследовании раздражителей, контролирующих в конечном счете исследуемые реакции.

24.5. РОЛЬ ПОДКРЕПЛЕНИЯ В ФОРМИРОВАНИИ СВЯЗЕЙ СТИМУЛ — РЕАКЦИЯ

Проблема роли подкрепления при обучении была предметом спора ученых различных школ. По мнению одних, единственным условием формирования связи между раздражителем и реакцией является их совпадение во времени — обучение благодаря «совпадению». Но поскольку связи образуются далеко не между всеми стимулами и реакциями, имевшими место при формировании ассоциации, необходимо объяснить, почему в данной ситуации животное обучается чему-то определенному и не учится чему-то другому. Сторонники гипотезы обучения благодаря совпадению, пытаясь ответить на этот трудный вопрос, выдвинули несколько предположений. Так, Газри [886] считал, что подкрепление, даваемое после реакции, как бы «изымает» животное из данной обстановки и тем самым предотвращает возможность того, чтобы образовалась связь между другими раздражителями, непосредственно предшествующими подкреплению, и другими реакциями. Эстес [662] допускает наличие некоторого механизма отбора раздражителей: только те из них будут связаны с реакцией, которые оказались отобранными в момент ее выполнения. Согласно предположению Толмена [2415], выбор раздражителей, на которые организм будет обращать внимание и вследствие этого начнет ассоциировать их между собой или с реакцией, определяется мотивационным состоянием; в этом случае вознаграждение подтверждает ожидания относительно особенностей окружающей среды.

Однако другие исследователи считали близкое совпадение стимулов и реакций во времени необходимым, но не достаточным условием обучения. По их мнению, за выполнением реакции также должно следовать некоторое «подкрепляющее» событие. Например, при образовании инструментальной условной реакции таким подкрепляющим агентом можно назвать событие, которое при совпадении во времени с реакцией способствует увеличению частоты выполне-

ния этой реакции. Когда речь идет только о контроле поведения, такого операционального определения вполне достаточно; установить, какие именно факторы выступают для определенной реакции в роли подкрепления, можно непосредственно эмпирическим путем [2225]. Однако можно выдвинуть некоторые общие положения, выходящие за рамки указанного определения, и затем подвергнуть их экспериментальной проверке. Например, одно из таких положений заключается в том, что раздражитель, служивший подкреплением в одной ситуации, будет выступать в том же качестве и в другой; при этом необходимо установить границы этого обобщения для разных реакций и животных. Аналогичный подход, целью которого является анализ природы подкрепления, заключается в обобщенном определении условий, которые обеспечивают подкрепляющий эффект одних событий в отличие от других. Наиболее плодотворными оказались теории, основывающие эффект подкрепления на удовлетворении той или иной биологической потребности или побуждения (ослабление побуждения), на устранении раздражителей, связанных с таким побуждением (ослабление потребности, обусловленной наличием раздражителя), или на появлении раздражителей, ранее связанных с побуждениями (вторичное подкрепление) (см., например, [1186, 1750]). Однако теперь становится все более очевидным, что, хотя эти теории и сохраняют некоторую эвристическую ценность (см., например, [1742]), они далеко не так всеобъемлющи, как полагали прежде. Мы пока не можем предложить какой-либо удовлетворительной теории, однако считаем полезным рассмотреть некоторые данные, подчеркивающие трудности, с которыми сталкиваются имеющиеся теории. «Побуждение» мы будем здесь рассматривать как полезную промежуточную переменную (гл. 8).

Согласно теории ослабления побуждения в ее первоначальном варианте, обучение реакциям происходит вследствие ослабления факторов, которые эти реакции вызвали. Однако, по крайней мере в некоторых случаях, подкреплением могут служить раздражители, связанные с завершающими реакциями, хотя факторы, вызвавшие соответствующую реакцию, все еще присутствуют. Например, когда животное пьет раствор сахарина, это и уменьшает дальнейшее его потребление, и служит подкреплением, несмотря на то что сахарин не является питательным веществом [1751, 2197].

Хотя сахарин и не ослабляет потребности в пище, он уменьшает ее потребление. Этот факт находится в полном соответствии с той точкой зрения, что подкрепляющий эффект связан не с ослаблением потребности или с устранением вызывающих то или иное поведение факторов, а с ослаблением «побуждения», проявлением которого является готовность животного к осуществлению данной формы поведения. В ряде экспериментов действительно была установлена корреляция между эффективностью раздражителя как фактора, приводящего какой-то тип поведения к завершению, и эффективностью этого раздражителя в качестве подкрепления. Например,

молоко при введении непосредственно в желудок по сравнению с тем же молоком, потребляемым обычным порядком, не только значительно слабее подавляет поглощение пищи, но и оказывается менее эффективным подкреплением при выполнении реакции нажатия на рычаг. Еще менее эффективно в этом отношении введение непосредственно в желудок физиологического раствора [233, 1377, 1751]. Остается открытым вопрос о том, одинаковы ли завершающий и подкрепляющий эффекты стимуляции. Имеются некоторые данные о различии их временны́х параметров; так, подкрепляющий эффект наполнения желудка развивается медленнее, чем эффект насыщения (см. также [915]).

Однако подкрепление не обязательно связано с ослаблением побуждения. Шеффилд и др. [2198] показали, что интромиссии служили для самцов крыс подкреплением и в том случае, если эйякуляция экспериментально предотвращалась. Поскольку, вероятно, интромиссии усиливают, а не ослабляют тенденцию проявлять половое поведение, подкрепление, по-видимому, ассоциируется не с уменьшением, а с усилением побуждения. Хотя позднее было обнаружено, что интромиссии с последующей эйякуляцией служат более эффективным подкреплением, чем одни интромиссии [1285, 2560], это объяснение остается в силе. В любом случае эффективность в качестве подкрепления таких факторов, как контакт с самкой в анэструсе, интромиссии и эйякуляция, зависит от индивидуального опыта самца. Уэйр [2498] показал, что все эти факторы влияют на латентный период садки у самцов крыс, не имевших опыта спаривания, одинаково, но по мере приобретения опыта эйякуляция становится у них наиболее эффективным подкреплением. Однако наши знания о половом поведении не позволяют интерпретировать этот случай на основе теории ослабления побуждения, поскольку интромиссии и эйякуляция оказывают на последующую реактивность сложное влияние (см. разд. 15.2). В данном случае вызывает сомнение пригодность концепции унитарного побуждения. Пищевое и половое поведение прекращаются в результате действия целого ряда различных механизмов обратной связи (гл. 10 и 15); подкрепляющий эффект может определяться целым рядом различных последствий реакции (см., например, [2238, 2239]); на эффективность подкрепления может влиять взаимодействие этих последствий [2285].

Хотя некоторые из рассмотренных примеров как будто бы свидетельствуют о том, что осуществление завершающей реакции (например, акта еды) не обязательно для получения эффекта подкрепления (см. также [465], цит. на стр. 252), другие данные показывают, что поведение при завершающих реакциях (или раздражители, возникающие в результате его осуществления) может служить подкреплением. В самом деле, описаны многочисленные случаи, когда один лишь факт выполнения реакции без какого-либо явного ослабления побуждения мог действовать как подкрепление. Так, Кинг и Вейсман [1346] обнаружили, что хомячки *(Peromyscus)* будут нажимать на

рычаг, позволяющий им получать песок, который они роют. Стимуляцией гипоталамуса можно заставить крыс что-нибудь грызть, и возможность грызть при этом служит для них подкреплением [2023]. У приматов подкреплением служит даже игра [1669]. Теория Премака [1952] «о преобладающей реакции» является крайним выражением рассматриваемой точки зрения; он считает, что любая доминирующая реакция способна играть роль подкрепления для предшествующей более слабой реакции. Например, крысы, испытывающие жажду, будут пробегать в колесе больше, если им во время движения колеса давать возможность пить; с другой стороны, они будут чаще пить, если возможность попасть в колесо будет им предоставляться только после того, как они попьют. Аналогично у детей, которые берут конфеты из автомата, скорость поедания конфет увеличивается, когда скорость, с которой они получают конфеты (первоначально она выше, чем скорость поедания конфет) начинает зависеть от нее. Следовательно, можно прийти к выводу, что поведенческие акты не обязательно должны иметь завершающий характер (т. е. приходиться на конец цепи поведенческих актов), для того чтобы служить подкреплением. Однако возникает вполне уместный вопрос: какой из двух совершенно различных ответов организма считать доминирующим, если они несоизмеримы? Кроме того, здесь все еще можно говорить о наличии побуждения, ослабляющегося в результате выполнения известной реакции; в данном случае, например, это побуждение «поиграть» с конфетным автоматом [1038].

Как правило, невозможно отделить подкрепляющий эффект выполнения реакции от подкрепляющего эффекта раздражителей, которые ее вызвали. Так, Томпсон [2358] установил, что для сиамских бойцовых рыбок *(Betta splendens)* подкреплением может служить их отражение в зеркале; и движущаяся, и неподвижная модели оказались менее эффективным подкреплением, чем зеркало, и к тому же еще и менее эффективными как факторы, вызывающие демонстрационное поведение (см. также [1103]). Поэтому Томпсон полагает, что раздражители, наиболее эффективно вызывающие демонстрацию, будут и наилучшим подкреплением, хотя он и отмечает, что решающим здесь, возможно, является сам факт выполнения реакции. Однако некоторые раздражители оказываются эффективными, хотя вызывают всего лишь ориентировочную реакцию. Стивенсон [2292, 2293] показала, что для самцов зябликов, которым вводили тестостерон, подкреплением служила их видовая песня, хотя при ее звучании отмечалась лишь ориентировочная реакция (см. разд. 19.4). В подобных случаях, по-видимому, эффективность раздражителя в качестве подкрепления определяется его адаптивной значимостью в жизни вида. Именно поэтому, как установила Стивенсон, видовая песня для самцов зяблика не имела подкрепляющего значения зимой, а белый шум той же интенсивности, что и песня, не мог служить подкреплением для птиц даже после введения тестостерона. Батлер [383, 388]

обнаружил, что для макак-резусов возможность видеть других обезьян была более эффективным подкреплением, чем предъявление собак, игрушек и т. п.

Выяснилось тем не менее, что некоторые раздражители (или изменения раздражителя), по-видимому малосущественные в естественной жизни животного, могут выступать в качестве подкрепления (см. обзор [1352]). В ряде работ было обнаружено, что крысы обучаются реакции нажатия на рычаг, если после нее увеличивается освещенность [803, 1197, 1351, 1357, 1581, 2327]. Аналогичные результаты получены на обезьянах [726]. В других экспериментах получали противоположный эффект: животные нажимали на рычаг для уменьшения освещенности [155, 713, 1317, 2017]; было также показано, что подкреплением может служить включение и выключение света. Не все эксперименты, однако, приводят к положительным результатам. Среди факторов, благоприятствовавших выработке подкрепляемой светом реакции нажатия на рычаг, наиболее эффективными оказались средние значения интенсивности света; оптимальная величина освещенности зависела от возраста и предыдущего опыта животного [502, 1354, 1497, 1552, 2017], а скорость реакции — от степени голода или жажды [443, 516, 717, 1338].

Эффект подкрепления при включении и выключении раздражителя, возможно, связан с такими свойствами ситуации, как новизна [234] и (или) сложность [140]. Барри и Саймс [155] обнаружили, что включение и выключение света подкрепляло реакцию нажатия на рычаг у крыс, а Премак и др. [1953] нашли, что частота этой же реакции, подкрепляемой светом, будет увеличиваться по мере удлинения периода пребывания (до опыта) в полной темноте (см. также [2017]). Однако какова точно роль новизны в данном случае — неясно. Берлайн и др. [236] установили, что знакомые раздражители (изменения света или звук зуммера) служат подкреплением для крыс в шумном помещении, тогда как в тихом помещении были получены прямо противоположные результаты. Отсюда они делают вывод, что график зависимости ценности подкрепления от степени активации имеет вид перевернутого U (см. разд. 9.3), причем степень активации возрастает при увеличении степени новизны раздражителя и исходного уровня активации животного. Но поскольку фактор новизны явно присущ многим подкрепляющим ситуациям (см. ниже), сохранение реакции нажатия на рычаг на протяжении многих дней скорее свидетельствует о том, что в данном случае этот фактор не играет особой роли; Каванау [1307] обнаружил, что хомячки *(Peromyscus)* способны активно контролировать интенсивность освещения в своих клетках на протяжении нескольких месяцев.

Не исключено, что изменение раздражителя само служит подкреплением. В таком случае частота реакции нажатия на рычаг должна увеличиваться при изменении освещенности в любую сторону (разумеется, до какого-то предела). Хотя Локкард [1553] и отрицал такую возможность, более поздние эксперименты Мак-Колла [1580,

1581] в значительной мере свидетельствуют в пользу этой точки зрения; оказалось, что частота данной реакции зависит именно от степени изменения, а не от определенных величин интенсивности света. Степень изменений, предпочитаемая животным, зависит от условий выращивания и режима содержания в темноте [2092]. Мак-Колл отмечает, что этот эффект накладывается на другие виды предпочтений, подчеркивая, что крысы — ночные животные. В более позднем эксперименте, поставленном с целью сравнить относительную роль изменения и предпочтения раздражителей, Локкард обнаружил [1554], что изменение раздражителя играло роль только вначале, тогда как предпочтение становилось все более важным в процессе проведения тестов.

Существует еще одна возможность, а именно что подкрепляющий эффект света отчасти обусловлен его ролью в зрительной исследовательской активности. Поэтому Робинсон [2026] утверждал, что если камера освещена, то дальнейшее увеличение интенсивности света должно оказаться менее эффективным подкреплением, чем такое же увеличение интенсивности, когда камера первоначально не освещена; кроме того, уменьшение освещенности было бы более эффективным подкреплением, чем выключение света. Его результаты подтвердили эту точку зрения (см. также [623]).

До сих пор результаты этих экспериментов редко рассматривались в связи с естественным образом жизни животных; как отмечает Стивенсон [2293], эффективность изменения раздражителя в качестве подкрепления, вероятно, определяется его адаптивным значением для животного в смысле естественного отбора. Столь часто используемое в экспериментах по сенсорному подкреплению чередование полной темноты и яркого света совершенно непригодно для ночных животных [1307], а циркадными ритмами при проведении опытов, как правило, просто пренебрегают. Когда хомячкам *(Peromyscus maniculatus)* предоставили возможность контролировать освещенность клетки (нажимая на один рычаг, они могли увеличивать ее, а на другой — уменьшать; всего было 10 различных уровней освещенности), они самостоятельно поддерживали свой циркадный ритм в отсутствие внешнего синхронизатора и отбирали как раз ту интенсивность света, которая должна была быть в соответствующей фазе активности при естественном образе жизни. Прямая связь между циркадной периодичностью и эффективностью изменения раздражителя как фактора, служащего подкреплением [2369], была обнаружена также для крыс.

Изучая другую сенсорную модальность, Барнс и Киш [141] показали, что для мышей подкреплением служили звуки сравнительно низкой частоты и интенсивности, однако эффект оказался весьма незначительным. Еще раз надо отметить, что, возможно, применение более адекватных раздражителей было бы более эффективным, поскольку слуховая чувствительность мышей сдвинута далеко в ультразвуковую область [2293]. Эффективность подкрепления побежкой

в колесе может быть связана с действием кинестетической обратной связи (гл. 11), однако дело здесь не только в одной двигательной активности. Каванау [1306] обнаружил, что хомячки (*Peromyscus maniculatus*) предпочитали выбирать большое круглое колесо с барьерчиками или квадратное «колесо», нежели гладкое и круглое. Поэтому он полагает, что для получения подкрепляющего эффекта от побежки в колесе необходимы согласованность действий с точностью до долей секунды, координация движений и быстрые рефлекторные действия. Большая часть исследованных домовых мышей предпочитала небольшое гладкое круглое колесо. Каванау [1307] также обнаружил, что у хомячков активность в колесе определяется условиями освещения и изменяется (как количественно, так и качественно) в соответствии со световым режимом. Следует отметить, что роль побежки в колесе как фактора подкрепления зависит от внутреннего состояния животного. Мыши, помещенные в колесо, движение которого можно было включать и выключать, останавливали его, если оно было включено, и включали, если оно не двигалось.

Все приведенные здесь примеры, во-первых, говорят о значительном разнообразии факторов, способных служить подкреплением, и, во-вторых, ставят перед теорией ослабления побуждения и теорией ослабления потребности, обусловленной наличием раздражителя, серьезные проблемы. Обучение может быть связано с осуществлением некоторой реакции или с изменением раздражителя, причем во втором случае может иметь место не только снижение, но и возрастание уровня побуждения. Кроме того, хотя эффективность тех или иных факторов в качестве подкрепления и связывают с их биологическим значением, ни одна из теорий, связывающих подкрепление с выполнением специфических завершающих актов (см., например, [808]), по-видимому, не в состоянии объяснить факты сенсорного подкрепления. И в самом деле, все указанное выше разнообразие результатов вызывает сомнение в обоснованности каких-либо обобщений относительно природы и эффектов сенсорного подкрепления для всех реакций, для всех животных и для всех условий.

Особый интерес представляет исследовательское поведение. Мы уже говорили о том, что его невозможно объяснить на основе общепринятых биологических побуждений, таких, как, скажем, голод или же как одно из проявлений общей активности (см. разд. 15.7). Однако сама возможность обследовать новую ситуацию может служить подкреплением — реакция, которая приводит к осуществлению такой возможности, скорее всего начнет повторяться (см. ссылки в разд. 15.6 и 15.7). Берлайн [237] полагал, что некоторые результаты можно понять, если предположить, что эффект подкрепления связан не с новизной раздражителей, которые исследует крыса, а с обширностью пространства и сложностью обстановки, с которой она сталкивается, хотя различие здесь, по-видимому, лишь в степени (см. также [905]). К тому же в некоторых экспериментах было показано, что при контролируемой сложности среды именно новизна

раздражителей играла роль подкрепления. Латентный период побежки крыс к карточке с новым рисунком был короче, чем к уже знакомой [427, 736, 2303]. Работая с хомячками, Шнайдер и Гросс [2134] обнаружили, что постоянно меняющиеся серии объектов-раздражителей сохраняют свое подкрепляющее значение, тогда как уже знакомые объекты, теряя новизну, утрачивают и свойство служить подкреплением.

При попытке объяснить эффект подкрепления фактора новизны возникает ряд затруднений. Если допустить существование «исследовательского побуждения», вызываемого новой стимуляцией, то животное, выполняющее инструментальную реакцию, за что оно получает доступ к новой ситуации, должно было бы осуществлять эту реакцию и в отсутствие побуждения. Кроме того, если инструментальное обучение подкрепляется теми же раздражителями, которые вызывают побуждение, то обучение должно зависеть от возрастания, а не от снижения побуждения. Мы отмечали уже, что подкрепляющий эффект незавершенного спаривания основан как раз на возрастании побуждения; точно такое же объяснение было предложено для одного случая исследовательского поведения [1772]. Но тогда гипотеза о снижении побуждения теряет свое значение единой концепции; главное ее достоинство, по-видимому, заключалось в том, что на ее основе можно было предсказать, в каких случаях возможно обучение (см., например, [2511]).

Согласно альтернативной точке зрения, исследовательское побуждение вызывается нехваткой новой стимуляции. Этот вопрос рассмотрел Фаулер [724]. Он различает завершающую фазу поведения этого типа, связанную с оглядыванием, оценкой, принюхиванием и другими видами обследования новой ситуации, и предшествующее ей инструментальное поведение. Подчеркивая эффект «насыщения», или «скуки», появляющийся в неизменной обстановке, он высказывает предположение, что исследовательское побуждение зависит от того, как долго стимуляция не изменяется, и что величина необходимого побудительного мотива или подкрепления при обучении инструментальной реакции, приводящей к исследовательскому поведению, зависит от степени изменения ситуации. Таким образом, вместо лишения пищи и пищевого подкрепления, традиционно применяемых в экспериментах, можно лишать животное всяких изменений раздражителей и использовать в качестве подкрепления изменения окружающей обстановки, что и показали опыты с побежкой, в которых манипулировали этими независимыми факторами.

По мнению Уотсона [2511], если предположить, что исследовательское поведение должно зависеть от побуждения, возрастающего в зависимости от степени однообразия среды, то у животного, которому позволяют исследовать неограниченно обновляющуюся среду, будет наблюдаться постепенное снижение исследовательского поведения из-за ослабления побуждения. Однако этот довод недостаточно убедителен, так как нельзя забывать, что побудительная мотивация,

приобретаемая во время исследовательской активности, больше той, которая необходима для компенсации ослабления побуждения.

В связи с тем что попытки сформулировать некоторые общие законы обучения (на поведенческом уровне), учитывающие роль подкрепления, порождают так много спорных вопросов, имеет смысл изложить некоторые соображения. Как мы видели, ситуации, приводящие поведение к завершению, различаются в зависимости от типа рассматриваемой реакции. У позвоночных пищевое поведение прекращается при действии самых разных завершающих раздражителей. Половое поведение также зависит от изменений ситуации. Поведение страха прекращается после устранения внешнего раздражителя. Между тем исследовательское поведение и ориентировочный рефлекс прерываются в отсутствие какого-либо внешнего изменения, что заставляет предполагать наличие изменений во внутренней организации животного. В пищевой и половой активности последствия реакций, приводящих соответствующее поведение к окончанию, могут впоследствии увеличить вероятность предшествующих инструментальных реакций. Если то же самое верно и для исследовательского поведения, то его подкрепление должно наступать в результате внутренних изменений. В таком случае соответствующие акты исследовательского поведения вызываются новыми раздражителями и прекращаются, когда раздражители перестают быть новыми, что обусловлено определенными центральными изменениями.

Возвращаясь к более общей проблеме, отметим, что общим признаком всех подкрепляющих агентов (исключая электрическое раздражение мозга — см. ниже) принято считать то, что они заставляют животное обращать на них внимание или вызывают ориентировочную реакцию. Известно, что простое предъявление крысам объектов различной формы облегчает последующее решение задач на их различение; при этом весьма существенно, что предварительное предъявление оказывается тем эффективнее, чем более заметны предъявляемые фигуры. В свою очередь у птенцов некоторых воробьиных птиц одно лишь прослушивание песни вызывает в дальнейшем модификации в пении, однако наиболее эффективными будут те типы песни, которые имеют признаки видовой песни или исходят от определенной особи; как полагают, именно в этих случаях легче всего возникает ориентировочная реакция. Действительно, одно время считали, что ориентировочная реакция сама по себе служит подкреплением. Однако эти рассуждения приводят к порочному кругу. Фактически все раздражители, которые оказывают влияние на животное, вызывают хотя бы в первое время ориентировочную реакцию.

Берлайн [235] отстаивает гипотезу, согласно которой подкрепление есть результат изменения активации. Многие исследователи допускают, что ослабление активации может оказаться важным фактором. Так, во многих случаях после подкрепления (например, после получения пищи или спаривания) наступает состояние полной неподвижности, а окончание действия многих агентов, увеличиваю-

щих активацию (например, боли, страха), становится фактором подкрепления. Чтобы объяснить тот факт, что некоторые ситуации, приводящие к повышению активации, играют роль подкрепления (например, новые раздражители, обстановка, в которой возможно исследовательское поведение), Берлайн [234] ранее выдвинул предположение, что, хотя, вообще говоря, подкреплением служит уменьшение активации, умеренное ее возрастание не обязательно имеет отрицательное значение, и, кроме того, за ним может следовать некоторое снижение активации, которое и служит подкреплением (например, новые раздражители в результате обследования становятся знакомыми). Он полагал также, что в таких ситуациях активация может возрастать за счет реакции «ожидания неизвестного», которая исчезает по мере ознакомления со средой.

В последнее время Берлайн пришел к выводу, что подкрепление может быть связано также с увеличением активации. Он указал, например, что пища и спаривание могут приводить как к увеличению, так и к уменьшению активации. Поскольку сильное увеличение активации, несомненно, неприятно для животного, Берлайн вынужден предположить, что имеется некоторая критическая степень усиления активации, причем чем выше ее уровень, тем меньший подкрепляющий эффект оказывает ее увеличение. Тем не менее он подчеркивает, что подкрепление должно включать скорее «нечто положительное, возникающее или нарастающее по интенсивности, а не то, что прекращается или сходит на нет». Поэтому он выдвигает предположение, что по мере увеличения потенциала активации сначала проявляется его подкрепляющий эффект, а затем нарастают до максимума неприятные для животного свойства. Следовательно, алгебраическая сумма этих эффектов достигает положительного пика при умеренных изменениях, а затем уменьшается и становится отрицательной, причем положение максимума, вероятно, зависит от уровня активации.

Мы вынуждены добавить здесь в скобках, что исследования по электрическому раздражению мозга (см. разд. 9.3), на которые возлагалось столько надежд каких-нибудь десять лет назад, немногое дали для понимания природы подкрепления. Хотя, как известно, этот вид стимуляции может служить эффективным подкреплением при выработке инструментальных реакций у крыс (и других животных — [60, 1627]), механизм ее действия далеко не ясен. В то время как в ряде участков мозга, с которых можно получить самораздражение, имеются определенные зоны, стимуляция которых вызывает реакцию приближения [2447] или такие виды активности, которые сами по себе являются подкрепляющими (еда, спаривание), общность таких закономерностей далеко не очевидна; несомненно, с некоторых участков мозга получали и умеренное самораздражение, и умеренную реакцию избегания [1879]. Во всяком случае, действие электрического раздражения мозга может отчасти затрагивать сенсорный приток [2447]. Дейч [573, 574] предположил, что электрическое раздражение мозга обладает двумя независимыми свойствами: оно может

служить подкреплением и влиять на мотивационное состояние. Например, скорость побежки, подкрепляемая электрическим раздражением мозга, при увеличении промежутка между попытками будет тотчас же падать, что связано, вероятно, с быстрым ослаблением мотивации; кроме того, некоторые параметры раздражения, влияющие на уровень реакции, не действуют на обучение различению [1314] в отличие от других параметров. Скотт [2173] показал, что электрическое раздражение мозга служит эффективным подкреплением и при попытках, разделенных большим промежутком времени.

Что же можно сказать в итоге? Ясно, что простых обобщений относительно природы факторов, которые могут служить подкреплением, пока что сформулировать нельзя. Теория ослабления побуждения сослужила свою службу, но, как теперь ясно, она отнюдь не универсальна; удовлетворительной альтернативной теории до сих пор нет. Возможно, поиски единого понятия подкрепления преждевременны. Во всяком случае, у нас есть более близкая и более актуальная цель: необходимо точно установить (на уровне поведения), какие ситуации служат подкреплением для гораздо более широкого круга типов поведения, чем те, которые исследованы до сих пор.

24.6. ВЫВОДЫ

1. Обсуждаются некоторые трудности, связанные с определением обучения.

2. Обучение подразделяют на следующие типы: кратковременное и долговременное запоминание, классический и инструментальный условные рефлексы и толменовские законы «способностей». Торп предлагает более широкую классификацию: привыкание, классические условные рефлексы, обучение по методу проб и ошибок, латентное обучение и инсайт. Следует подчеркнуть, что эти категории в значительной мере перекрываются.

3. Способности животных к обучению ограничиваются целым рядом факторов. Ограничения накладываются возможностями сенсорно-перцептивных механизмов, способностью к выполнению определенных реакций, видовыми и индивидуальными особенностями, созреванием организма и влиянием среды.

4. Экспериментальные ситуации, связанные с обучением, которые вызывают трудности интерпретации на основе связей S—R, имеют аналоги в ситуациях, более близких к естественным. Обсуждаются сенсорное предобусловливание, перцептивное обучение, двустадийное обучение различению и обучение пространственному расположению объектов.

5. Роль подкрепления при обучении раскрывается через строгое операциональное определение; делаются некоторые обобщения относительно вероятных механизмов подкрепления. Рассматриваются сенсорное подкрепление и исследовательское поведение на основе теории ослабления побуждения, «индукции» побуждения и теории активации.

ГЛАВА 25

ИНТЕГРАЦИЯ

Характеризуя поведение животного, можно опираться либо на описание составляющих его движений, либо на описание последствий этих движений (гл. 2). Обычно с помощью этих методов у любого животного можно выделить несколько дискретных форм поведения. Разные виды активности возникают не случайно, а в виде интегрированных последовательностей, которые в большинстве случаев приводят к развитию адаптивных поведенческих комплексов. Исполнив перед самкой зигзагообразный танец, самец колюшки чаще всего поплывет к гнезду, затем, вероятно, последуют другие элементы церемонии ухаживания, и в результате произойдет оплодотворение икринок. Когда самец большой синицы поет, он проявляет также различные другие виды активности, например перелетает с дерева на дерево на своей территории, нападает на «чужаков» и др.

В этой главе мы рассмотрим вопрос, каким образом происходит интеграция отдельных элементов поведения в функциональные последовательности.

Начнем с того, что попытаемся оценить, в какой мере различные виды активности коррелируют во времени. Для определения этого существуют фактически два метода. Первый сводится к регистрации частоты, с которой активность *A* предшествует активностям *B*, *C*, *D* и т. д. или следует за ними. Если эта частота выше, чем если бы она была случайной, то можно говорить об интегрированной последовательности данных видов активности. Полученные данные можно обработать с помощью факторного анализа и оценить, в какой мере корреляция между множеством различных видов активности объяснима на основе небольшого числа общих факторов (гл. 16)

Второй метод — это регистрация определенных элементов поведенческого репертуара на протяжении стандартных периодов времени и оценка соотношения частот появления этих элементов. Зависимость между частотой их появления может быть монотонной, когда частота одного вида активности повышается или снижается с увеличением другой, либо немонотонной, например U-образной. При таком анализе принципиальное значение имеет длительность выбранных интервалов времени. Если мы подсчитаем, сколько раз в день большая синица поет, обследует дупло и при приближении других особей своего вида принимает угрожающую позу с поднятой головой, то, обнаружим, что эти три вида активности положительно коррелируют между собой; все они весной учащаются. Если же производить

подсчет на протяжении минутных интервалов времени в течение нескольких первых часов после восхода солнца в первые дни апреля, то между частотами этих элементов выявится отрицательная корреляция.

Если с помощью таких методов мы покажем, что между двумя видами активности существует достоверная положительная или отрицательная корреляция, то можно ожидать, что между факторами или механизмами, контролирующими эти виды активности, существуют прямые или косвенные связи. Однако применять такой дедуктивный способ можно лишь при определенных условиях. Помимо трудности с выбором соответствующего интервала времени, нужно учитывать, что корреляции выведены из поведенческих данных, так что к выводам о лежащих в их основе физиологических механизмах следует подходить с осторожностью. Корреляция между двумя видами активности — *А* и *В* — может возникнуть по целому ряду причин; некоторые из них мы сейчас рассмотрим. Для этого воспользуемся несколькими взаимоперекрывающимися правилами, причем некоторые из них применимы в любом частном случае [1076].

25.1. ОБЩИЕ ПРИЧИННЫЕ ФАКТОРЫ

В гл. 3 мы уже видели, что по мере повышения интенсивности причинных факторов, специфичных для данного врожденного стереотипа движения, повышается и частота появления отдельных компонентов этого стереотипа. Все эти компоненты зависят от одних и тех же причинных факторов (это соответствует нашему определению фиксированной последовательности движений), но различаются пороговыми уровнями стимуляции, необходимыми для их появления.

Точно так же и более разобщенные на временной шкале разнообразные виды активности могут иметь общие причинные факторы. Отдельные экспериментальные манипуляции (будь то предъявление внешнего раздражителя или изменение внутреннего состояния) могут изменять вероятность появления некоторых определенных видов активности, но относительно мало влияют на остальные. Например, введение самцу зяблика андрогена влияет на проявление у него реакций ухаживания, на характер и интенсивность агрессивных реакций по отношению к другому самцу, на частоту его песен и т. д.; андрогены служат общим причинным фактором для многих различных видов активности, хотя, разумеется, влияют на них не одинаково. Аналогично период лишения пищи может повлиять на интенсивность реакции крысы на предъявленный пищевой раздражитель, на скорость побежки по коридору, в конце которого крыса раньше находила пищу, на длительность времени, проводимого в обследовании собственной клетки, и т. д. Точно так же обстоит дело и с внешними факторами — стимулы, исходящие от мышат, увеличивают частоту многих реакций у взрослых мышей: перетаскивания, гнездостроения, вылизывания, принятия специфической позы кормления

[226]. Раздражители, исходящие от яиц, влияют на ряд различных видов активности, связанных с насиживанием у серебристой чайки [103].

Множественные последствия, казалось бы, простого изменения независимой переменной могут возникать различными путями.

1. Изменение независимой переменной может оказаться не столь простым, как это представляется на первый взгляд, так как оно влечет за собой раздельные, но коррелирующие изменения, которые влияют на разные реакции. Такая ситуация возникает в тех случаях, когда стимулы, специфичные для двух рассматриваемых реакций, представляют собой отдельные признаки комплекса (см., например, гл. 6 и 16). Различные стереотипные движения, используемые канарейкой при строительстве гнезда, образуют временные ассоциации частично вследствие того, что все они вызываются раздражителями, действующими, когда птица находится в гнезде, однако каждое из этих движений вызывается своим собственным специфическим раздражителем. Зигзагообразный танец самца колюшки перед самкой представляет собой чередование агрессивных приближений и брачных «подманиваний» к гнезду, так как готовая к нересту самка обладает как некоторыми признаками «вторгшегося чужака», вызывающими агрессивные реакции, так и признаками, вызывающими половые реакции (вздувшееся брюшко, вертикальное положение тела (рис. 176) [2185].

2. Общий фактор может более или менее независимо действовать на механизмы, контролирующие два типа поведения. Например, если гормон влияет на разные формы поведения, это может быть обусловлено его действием скорее на различные участки мозга, чем на какой-то высший механизм (как это предполагалось ранее), или влиянием как на центральные, так и на периферические механизмы, как, например, при брачном и гнездостроительном поведении самок канарейки (см. разд. 26.1). Если воздействие гормона даже на один вид активности может быть осуществлено через несколько механизмов (см. разд. 10.2), то при действии гормона на два вида активности это еще более вероятно.

3. Одиночный фактор может действовать на механизм, влияющий на появление нескольких реакций. Например, вид хищника вызывает возбуждение вегетативной системы и таким образом влияет на множество различных реакций, находящихся под ее контролем.

4. Независимая переменная может оказать тормозное влияние на некоторые виды активности, что приведет к выявлению связей между другими видами активности, не подвергшимися этому влиянию. Так, многие виды ночной активности коррелируют лишь потому, что они не подавляются темнотой. Объединяться в последовательность могут и такие виды активности, которые имеют низший ранг в «порядке очередности» и появляются только в отсутствие тенденций к реакциям более высоких рангов. Такой может быть одна из причин образования ассоциаций различных движений при «гигиеническом»,

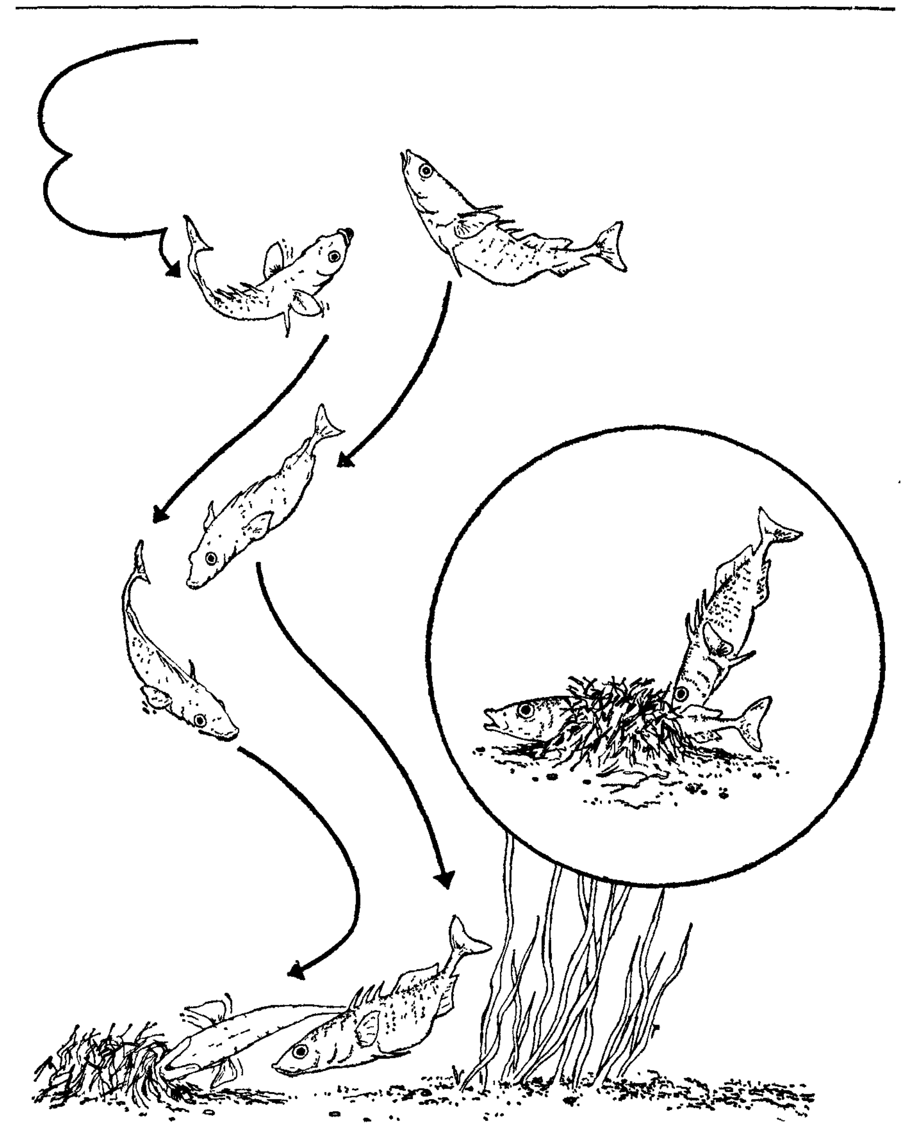


Рис. 176. Схематическое изображение полового поведения трехиглой колюшки [2388].

Самка со вздутым брюшком (вверху справа) заплывает на территорию самца; самец при этом принимает особую позу. Самец начинает ухаживание. Если самка отвечает на него, то он указывает ей путь к гнезду. Если самка следует за самцом, то он принимает особую позу перед входом в гнездо. Когда самка проникнет внутрь гнезда (в круге), самец движениями «трепетания» заставляет ее метать икру. После этого самец проникает в гнездо и оплодотворяет икринки (на рис. не показано).

или «комфортном», поведении. Редко бывает, чтобы эти движения прерывали ход уже начавшегося другого вида активности, но сами они прерываются очень легко.

Какими бы ни были механизмы, через которые опосредовано действие общего причинного фактора, разница в величине «порогов» для разных видов активности — явление обычное. Так, в зависимости от дозы введенного эстрогена самка канарейки будет вести себя по-разному: прыгать среди предложенного ей гнездового материала и лишь изредка подбирать его, затем будет подбирать и перетаскивать его с места на место до тех пор, пока не уронит; наконец, она начнет собирать материал, переносить к определенному месту и укладывать там. Точно так же при виде ястреба у воробьиных птиц может возникнуть любая реакция, начиная от мимолетного взгляда до стремительного броска в укрытие, и частично это зависит от интенсивности раздражителя (размер, дистанция и т. п.). В таких случаях начальные фазы последовательности реакций представляют собой низкопороговые виды активности, для которых требуется более низкий уровень мотивации, или меньшая интенсивность стимулов, чем для типов активности, появляющихся позднее.

Хотя общие причинные факторы могут формировать временные ассоциации из различных видов активности, их влияние на порядок появления компонентов в последовательности определяется лишь разницей в порогах. Например, специфические движения крачек при чистке оперения после купания можно разделить на три группы, в основном состоящие из 1) встряхивания головой и чистки оперения на груди и спине, 2) встряхиваний и чистки оперения крыльев, 3) чистки маховых и рулевых перьев. Появление движений каждой из этих категорий зависит от завершенности всей последовательности и ее общей частоты. Поскольку возникающие различия нельзя отнести на счет различий во внешних стимулах, вызывающих чистку, ван Иерсел и Бол [1223] предположили, что они связаны с различиями во внутренних факторах, обусловливающих чистку. Согласно этой точке зрения, все три группы движений имеют разные пороги. Изменения в характере интенсивности движений чистки при переходе от одной серии к другой обусловливаются изменениями внутренних факторов, приводящих к изменениям доли движений с высоким порогом. Бэсток и Мэннинг [165] высказали такие же предположения относительно формирования последовательности реакций в церемонии ухаживания *Drosophila melanogaster*. К подобным же выводам пришел Тугендхэт-Гарднер [2435], анализируя охотничье поведение пауков-скакунов. Однако таким образом могут формироваться лишь самые общие черты последовательности реакций.

С определенной степенью точности отношения между причинными факторами, контролирующими поведение животного, можно изобразить в виде иерархической системы. Например, репродуктивное поведение самцов колюшки можно классифицировать согласно схеме, приведенной на рис. 177 [2388].

Подобным же образом можно классифицировать и другие типы поведения, например пищевое. Такую иерархическую классификацию можно также рассматривать как соответствующую иерархической организации причинных факторов. Так, все виды репродуктивного поведения находятся под влиянием определенных гормонов, но на следующем, более низком уровне демонстрацию агрессивного поведения вызывает появление самца-соперника, а демонстрацию брачного поведения — появление самки. В свою очередь для каждой

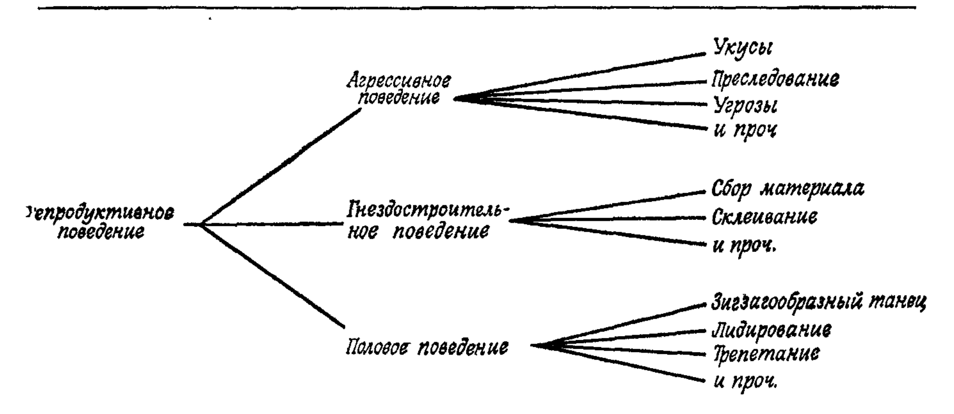


Рис. 177. Основа системы классификации репродуктивного поведения самца трехиглой колюшки (из [2388], с изменениями).

формы агрессивного поведения существуют свои определенные специфические факторы. На следующем этапе анализа вводится предположение, что каждый уровень иерархической системы отражает какой-то определенный нервный механизм, что действие этих нервных механизмов определяется причинными факторами и что каждый нервный механизм оказывает влияние на состояния «подчиненных» ему механизмов. Тинберген [2388] разработал схему такого типа, однако ее зависимость от энергетической модели мотивации (см. разд. 9.1) ограничивает область ее применения. Хотя многочисленные свидетельства того, что локальная центральная стимуляция может приводить к сложным и функционально значимым последовательностям поведенческих актов, складывающимся из нескольких видов активности, дает определенное основание считать, что механизмы, лежащие в основе поведения, могут быть связаны в иерархическую систему, тем не менее соответствующих физиологических данных о существовании высших уровней такой иерархии механизмов пока далеко не достаточно. Однако на низших уровнях структурная основа иерархической организации в ряде случаев известна. Например, движения насекомых зависят от последовательного действия сегментарных механизмов, межсегментных связей и влияний из под-

глоточного и надглоточного ганглиев, причем каждый из этих последовательно действующих механизмов оказывает более общее влияние (см., например, [2036, 2539, 2586], а также гл. 12).

25.2. ЦЕПНЫЕ РЕАКЦИИ

В цепной реакции каждое движение или активность создает ситуацию, вызывающую следующее движение или активность. Этот принцип хорошо известен на рефлекторном уровне. Например, последовательное чередование движений при ходьбе и нистагме в значительной степени основано на том, что первая фаза движения вызывает вторую. Шеррингтон довольно подробно разобрал это явление на примере жевательных движений у децеребрированной кошки. Если к нижней челюсти животного прикоснуться кусочком мяса, она резко опускается. Мышцы, смыкающие челюсти, при этом растягиваются, происходит стимуляция соответствующих проприоцепторов и возникает импульсация мотонейронов. Когда челюсти смыкаются, возбуждаются периодонтальные рецепторы. Сокращение мышц, смыкающих челюсти, рефлекторно прекращается, и челюсти размыкаются в результате сокращения мышц, опускающих нижнюю челюсть. При этом вновь активируются проприоцепторы мышц, смыкающих челюсти, и весь цикл повторяется [2204]. Конечно, у интактной кошки жевательные движения зависят не только от этого простого механизма. Данные, полученные при изучении других реакций (гл. 3), позволяют предположить определенное взаимодействие между последовательно поступающими раздражениями и центральными координирующими механизмами. Тем не менее в сложных видах активности приток проприоцептивных импульсов, сопровождающих одну реакцию, играет определенную роль в возникновении следующей [1520].

Более очевидными кажутся случаи, в которых в результате каждого этапа последовательности животное находит внешние раздражители, необходимые для следующего этапа. В таких случаях «цепной» характер последовательности становится очевидным, когда внезапное нарушение последовательности оказывается связанным с отсутствием определенных внешних стимулов, или когда предъявление ограниченного набора раздражителей приводит к появлению лишь нескольких звеньев всей цепи. Примером этого может служить охотничье поведение осы *Philanthus triangulum*, нападающей на пчел [2383, 2388]. В поисках пчелы оса летает с цветка на цветок. Она реагирует на зрительные стимулы, которые может дать любой движущийся предмет соответствующего размера, и на этом этапе не обращает внимания на запах пчел. При получении зрительных стимулов оса поворачивается по направлению к пчеле с подветренной стороны, подлетает к ней и «зависает» в воздухе на расстоянии 10—15 см. Только теперь оса начинает реагировать на запах пчелы. Муляжи, не обладающие этим запахом, оса сразу же оставляет в покое и бросается к муляжам с соответствующим запахом. Дальнейшие реакции,

включая удар жалом, обусловливаются другими, еще не известными нам раздражителями, которыми простые муляжи не обладают. В качестве другого примера можно привести поведение краба *Ocypode saratan* при сооружении песчаной пирамиды. Каждое действие краба обусловливается раздражителями, с которыми он сталкивается в результате предыдущего действия [1531].

Такие цепи часто имеют большое значение в интеграции поведения пар особей одного вида. Так, зигзагообразный танец самца трехиглой колюшки (рис. 176) вызывается определенными раздражителями от самки (стр. 69). Когда самка подплывает к самцу, он поворачивается и «ведет» ее к гнезду. Самка следует за самцом, и это заставляет его направить голову в сторону входа в гнездо. Поведение самца побуждает самку проникнуть в гнездо. Стимулы от самки вызывают «вибрирующие» движения самца, которые заставляют ее метать икру. Соответствующая стимуляция побуждает самца оплодотворить икринки [2388], а стимулы от икринок уменьшают его тенденцию к брачному поведению [2186].

Существует много других примеров социального поведения, в которых взаимные реакции двух особей частично связаны в цепные последовательности (например, церемония ухаживания у бабочек *Danaius gillippus* [348]; брачное поведение у хвостатых амфибий [1278]; спаривание у тараканов [2057]; брачное поведение у дрозофил [361]; поведение при копуляции у индеек [2413]). В большинстве случаев (в том числе и в приведенном примере с колюшкой) эти цепи не являются жестко фиксированными; некоторые звенья могут выпадать, и поведение может неоднократно возвращаться на ранние стадии последовательности даже в тех случаях, когда появляются стимулы, позволяющие перейти к следующей стадии. Один из примеров этого мы уже приводили, когда говорили о спаривании у зеленушек (рис. 130). В качестве другого примера на рис. 178 показана последовательность действий в церемонии ухаживания гуппи *Lebistes reticulatus*, описанной Берендсом и др. [109]. Толщина линий пропорциональна частоте переходов от одного вида активности к другому (см. также [70, 503, 1041, 1044, 1791, 1792]). Изменчивость этих последовательностей говорит о том, что они регулируются как внутренними факторами, так и внешними раздражителями. Определенное действие одной особи может вызвать любую из нескольких (но обычно не всех) реакций партнера. Так, на рис. 179 вверху показана «идеальная» последовательность реакций в церемонии ухаживания у рыбы *Badis badis*, а внизу — реальные отношения стимул — реакция [129].

Действительно, в большинстве случаев, когда реакции появляются в регулярной последовательности, они обусловливаются не только последовательностью комплексов раздражителей, каждый из которых возникает как следствие предварительной реакции, но также и причинными факторами, общими для разных реакций. Часто, как мы уже видели, в одной и той же последовательности очередные

действия требуют более высокой интенсивности вызывающих ее факторов, чем предыдущие. Если интенсивность не повышается, то вновь появляются ранние фазы последовательности реакций. Несомненно, именно с этим мы сталкиваемся в случае полового поведения колюшки, где все действия каждого партнера зависят как от общих эндокринных факторов и кратковременного повышения реактивности, так и от внешних раздражителей. То же относится к брачному поведению *Drosophila melanogaster* [165], пищевому поведению колюшки [2433], охотничьему поведению муравьев [2490] и охотничьему поведению пауков-скакунов [2435]. К такому же заключению пришел Симпсон [2224] при анализе угрожающего поведения бойцовых рыбок (*Betta splendens*). Хотя частота различных демонстративных движений зависит от действий соперника в предшествующие секунды, никакие определенные движения соперника не являются обязательным условием для появления тех или иных демонстративных движений. При исследовании этого сложного случая (см. разд. 16.6) Симпсон разработал методологию, по-видимому применимую для анализа взаимодействий, построенных по принципу цепных реакций, только в том смысле, что данная реакция одной особи повышает вероятность реакции ее партнера.

Стоит сравнить естественные цепные реакции, которые мы рассматривали до сих пор, с «оперантными цепями», вырабатываемыми в экспериментальных условиях. Последние могут быть довольно сложными. Например, Пиррел и Шерман [1931] обучали голодных крыс производить ряд последовательных действий: взбираться по спиральной лестнице, опускать разводной мостик и перебираться по нему, влезать по веревке, протягивать тележку через тоннель или ехать на ней, взбираться по ступенькам, пробегать по трубе и опускаться на подъемнике вниз на площадку, где, нажав после звонка на рычаг, они могли наконец получить пищу. Несмотря на такую сложность, число операций, необходимых для выработки этой последовательности, невелико. Сначала подкрепляются (в данном случае пищей) движения, лишь напоминающие заключительную реакцию (в данном случае нажатие на рычаг). Требуемая реакция «вырисовывается» благодаря тому, что подкрепляют только реакции, все более и более похожие на нее. Затем для этой реакции устанавливается дифференцировочный раздражитель, только в присутствии которого реакция подкрепляется. Этот дифференцировочный раздражитель для заключительной реакции можно затем использовать как условный подкрепляющий раздражитель для предпоследней реакции, и так далее, вплоть до первых реакций в последовательности. Эффективность таких условных подкреплений зависит от «основного» подкрепления в конце цепи (см. обзор [1316]). Для выработки некоторых реакций могут потребоваться многократные «вырисовывающие этапы»; другие же, как побежка по трубе, могут оказаться частью нормального поведенческого репертуара крысы. Разумеется, различие здесь лишь в степени.

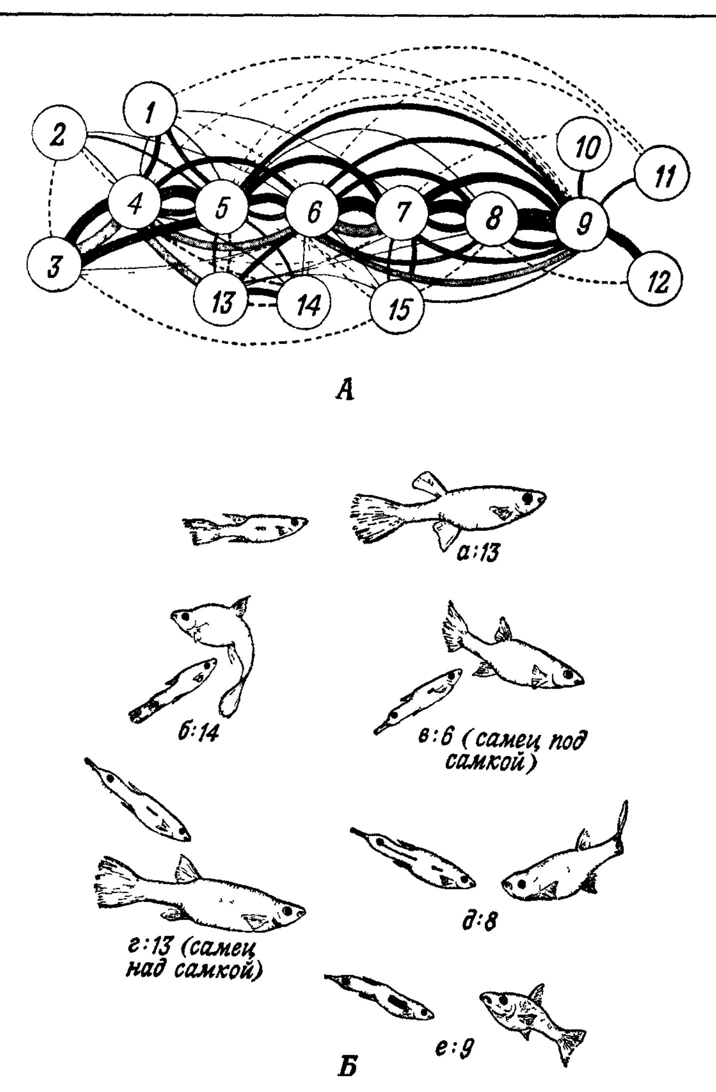
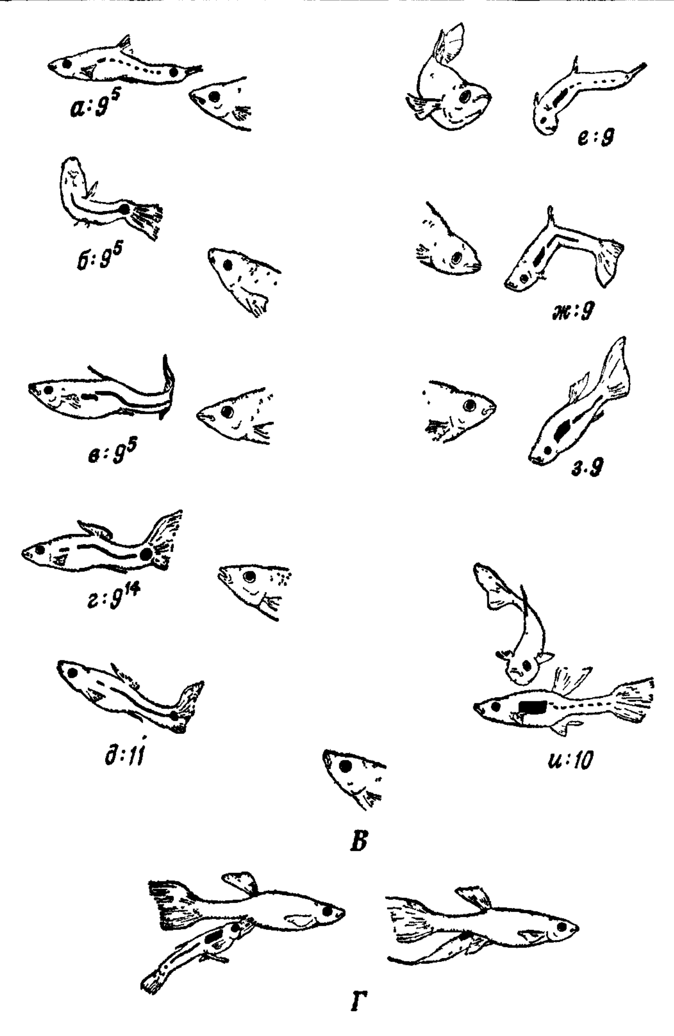


Рис. 178. Ухаживание у самца гуппи [109].

А. Последовательность движений при ухаживании у самца гуппи *Б*. Первые стадии ухаживания *В*. Действия в разгар ухаживания различные варианты сигмоидной позы *Г* Попытка спариться Толщина линий на рис 178, *А* указывает частоту, с которой вслед за одним видом активности появится другой (тот, к которому ведет эта линия). Черные и тонкие сплошные



линии следует читать слева направо, заштрихованные и пунктирные — справа налево Эти виды активности иллюстрируются на рис. 178, *Б*, *В*, *Г* и на рис. 4. Обозначения· *1* — избегание, *2* — плавание вокруг самки, *3* — быстрые укусы, *4* — поиск; *5* — приближение; *6* — следование, *7* — «позирование», *8* — подманивание, *9* — сигмоидная поза, *10* — демонстративная поза, *11* — демонстративный рывок, *12* — попытка спариться, *13* — следование; *14* — укусы, *15* — отступление.

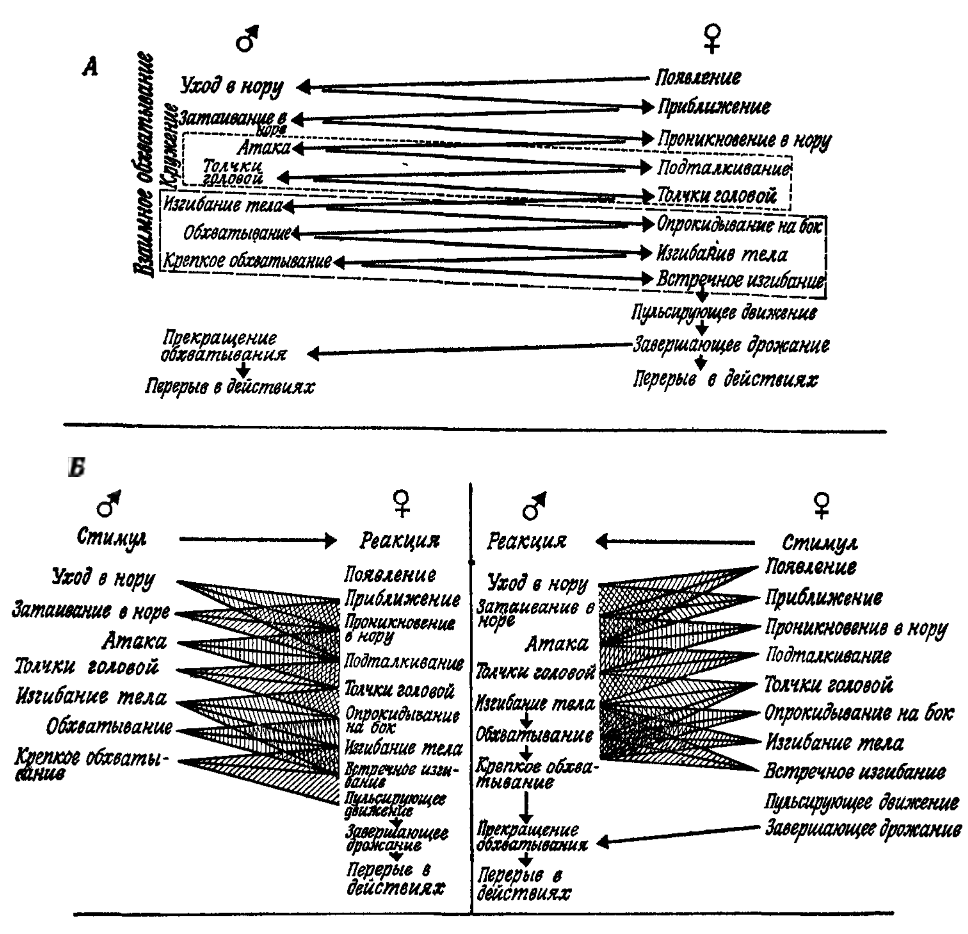


Рис. 179. Поведение при ухаживании у рыбы *Badis badis* [129].

А. Гипотетическая схема, на которой последовательность поведенческих актов самца и самки рассматривается как цепная реакция. *Б.* Наблюдаемые в действительности связи стимул — реакция.

В отличие от таких оперантных цепей, во многих естественно встречающихся последовательностях поведенческих актов выполнение действий на ранних этапах не зависит от того, выполнялись ли ранее более поздние этапы последовательности. Примером может служить гнездостроительное поведение канареек [1051]. В сезон размножения самка производит цепь действий, включающую сбор материала для гнезда, перенос его к месту, где будет гнездо, и укладку в гнезде. Канарейки, искусственно выращенные с раннего возраста (несколько дней) без доступа к материалу для гнезда, при испытании в 10-ме-

сячном возрасте в соответствующих условиях после очень небольшой задержки нормально реагировали на такой материал и демонстрировали полностью гнездостроительное поведение. Если представлялся выбор материала, то они выбирали наиболее подходящий и строили нормальные гнезда. Кроме того, в начале сезона размножения, когда гормональный фон низкий, нормально выращенные птицы многократно демонстрируют начальные фазы последовательности, хотя это и не ведет к этапу укладки в гнезде. Если птиц содержать, не предоставив им места для гнезда, они в течение сезона размножения будут бессмысленно таскать материал, хотя и в этом случае их действия не дойдут до этапа укладки материала в гнезде. Во всех этих случаях выполнение ранних этапов последовательности не зависело от предварительного исполнения более поздних. Если бы последовательность была оперантной цепью движений, обусловленной только каким-то подкреплением, то она наверняка должна была бы угасать. Частота проявления поведения какого-либо типа в значительно большей степени зависит от эндокринного состояния, чем от подкрепления.

Тем не менее обучение, несомненно, играет большую роль в интеграции последовательностей действий. У птиц, лишенных материала для гнезда, развиваются различные привычки, компенсирующие его отсутствие. Некоторые особи выдергивают собственные перья, переносят их в гнездо и укладывают там. В отдельных случаях птица выщипывает у себя на груди все перья. Другие, не выдергивая перьев, захватывают их клювом, летят к гнезду, продолжая держать их, и производят соответствующие строительные движения. Такое поведение обычно бывает весьма стереотипным — некоторые самки постоянно вытаскивают перья на груди, другие — из хвоста, и каждая особь обычно летит к определенному месту в клетке, чтобы схватить там свое собственное перо. Кроме того, если птицы в нормальных условиях переносят материал с пола клетки в лоток гнезда, то практически никогда не переносят его в обратном направлении; птицы, лишенные гнездового материала, если случайно получают к нему доступ, начинают носить его как к гнезду, так и от гнезда [1051].

Эти наблюдения говорят о том, что хотя гнездо и не было построено, но навыки, позволяющие выполнить определенные части этой последовательности реакций, были приобретены в результате обучения. Предположение о том, что укладка материала в гнезде является подкреплением для всей последовательности движений и что она действует на установление ее ранних фаз, не объясняет, почему при низких уровнях мотивации или в отсутствие места для гнезда возможны незавершенные последовательности. Не объясняет оно и то, почему птицы, которых не лишали материала для гнезда, приносят этот материал только к гнезду и не уносят оттуда. Можно выдвинуть другое предположение, а именно что выполнение каждой фазы гнездостроительного поведения несет в себе и «самоподкрепление»,

Некоторое подтверждение этой точке зрения дает исследование, описанное нами в разд. 24.5, где было показано, что выполнение видоспецифичных реакций или связанная с этим стимуляция могут служить подкреплением. Однако такой подход имеет серьезный недостаток: с его помощью можно легко объяснить все что угодно.

Хотя выработка и поддержание цепей оперантных реакций зависит от подкрепления, при выполнении они очень близки к естественным цепным реакциям. Как и последние, они не бывают жестко фиксированными, так как вероятность оперантной реакции на дифференцировочный раздражитель — величина непостоянная и меняется в зависимости от внутренних и внешних факторов: если некоторые свойства раздражителя меняются, последовательность реакций при этом не обязательно прерывается, но она обнаруживается реже, чем при предъявлении раздражителя, на который первоначально происходило обучение [2344]. Таким образом, как в естественных, так и в оперантных последовательностях связи между изменениями стимула и реакциями являются вероятностными. Точное сравнение между этими двумя случаями невозможно до тех пор, пока не станет больше известно о том, насколько зависимость стимул — реакция связана с видовыми особенностями, онтогенезом, внутренними факторами и подкреплением.

25.3. ТОРМОЗНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ РАЗЛИЧНЫМИ ВИДАМИ АКТИВНОСТИ

По-видимому, в любой момент времени имеются факторы, определяющие различные типы поведения. Например, готовый к размножению самец колюшки может находиться на собственной территории, где одновременно имеется и корм и материал для гнезда и присутствует половозрелая самка. Однако в данный момент животное обычно совершает лишь одно какое-то действие, т. е. на определенном этапе причинные факторы для других видов активности эффекта не вызывают. Мы можем описать это явление, предположив, что существуют тормозные взаимодействия между рассматриваемыми видами активности. Это всего-навсего утверждение, сформулированное в поведенческих терминах, ничего не говорящее о том, совершается ли торможение с помощью прямых отрицательных влияний на уровне центральной нервной системы или в результате «конкуренции» за рецепторы или эффекторы. Различные участвующие в этом механизмы мы уже рассматривали, когда говорили об избирательном внимании (гл. 5 и 6) и реакциях в конфликтных ситуациях (гл. 16 и 17, особенно разд. 17.1).

25.4. ДЕЙСТВИЕ ОДНОЙ РЕАКЦИИ НА ДРУГУЮ, НЕ СВЯЗАННОЕ С ИЗМЕНЕНИЕМ ВНЕШНЕЙ СТИМУЛЯЦИИ

Как мы уже обсуждали в гл. 13, каждый раз, когда животное подвергается действию раздражителя, вызывающего специфическую реакцию, вероятность того, что точно такая же реакция появится снова, меняется. Этот эффект может быть и положительным и отрицательным, ведущим и к увеличению и к уменьшению силы реакции. Если несколько действий связаны либо по типу цепной реакции, либо тормозным взаимодействием, то последствия (внутренние или внешние по отношению к животному) выполнения одного из этих действий могут отразиться на вероятности появления других.

За примером можно вновь обратиться к гнездостроительному поведению самок канареек. Как мы уже видели, в нем можно выделить активности трех категорий: сбор материала для гнезда, перенос его к месту, где будет гнездо, и укладка в гнезде. Их интеграция частично обусловлена общими мотивационными факторами (эндокринные факторы) и более быстрыми изменениями состояния центральной нервной системы, проявляющимися в повышении вероятности возникновения одного из видов гнездостроительной активности. Переход от одного типа активности к следующему происходит в какой-то мере и под влиянием стимулов, получаемых в процессе первой активности. Самка не может «перенести» материал до тех пор, пока не подберет его, и обычно она не летит к гнезду, если не несет материала. Однако наличие адекватной стимуляции само по себе еще не является достаточным условием для того, чтобы произошел переход от одной активности к другой. Перед тем как лететь к гнезду, самка может долго таскать материал из стороны в сторону, прыгая по жердочкам клетки. Здесь имеет значение тот фактор, что три рассматриваемые категории активности требуют все более высокого уровня мотивации. Например, в начале сезона размножения вероятность того, что после сбора материала канарейка приступит к переносу его в гнездо, а затем к укладке, ниже, чем в более позднем периоде этого сезона (см. разд. 25.1). По-видимому, по этой причине продолжительность каждого типа активности тем меньше, чем интенсивней гнездостроительное поведение (рис. 180) и, видимо, чем сильнее мотивация. Однако механизм этот не единственный. Судя по продолжительности периодов активности каждого типа, большое значение имеет прерывание текущей активности. Продолжительный период сбора материала часто приводит к продолжительным периодам переноса материала в гнездо и укладки его. Но при данной продолжительности периода сбора материала период переноса будет короче, если непосредственно за ним следует укладка в гнезде, чем в том случае, если за ним наступает общий временный перерыв в гнездостроительном поведении (рис. 181). Иными словами, продолжительность периода будет больше, если непосредственно за ним не появляется следующий этап в цепи гнездостроительного поведения, т. е. если он не прерывается следующим

типом активности. Легкость, с которой данный тип активности может быть прерван, по-видимому, зависит от эффекта угашения, развивающегося в результате его выполнения. Если такие эффекты накапливаются быстрее, чем исчезают, они могут облегчать переход к следующему типу активности [1051].

На подобном принципе, возможно, основаны связи между последовательно появляющимися видами активности в брачном поведении рыбы *Corynopoma rissei*. В какой-то степени они не зависят от изме-

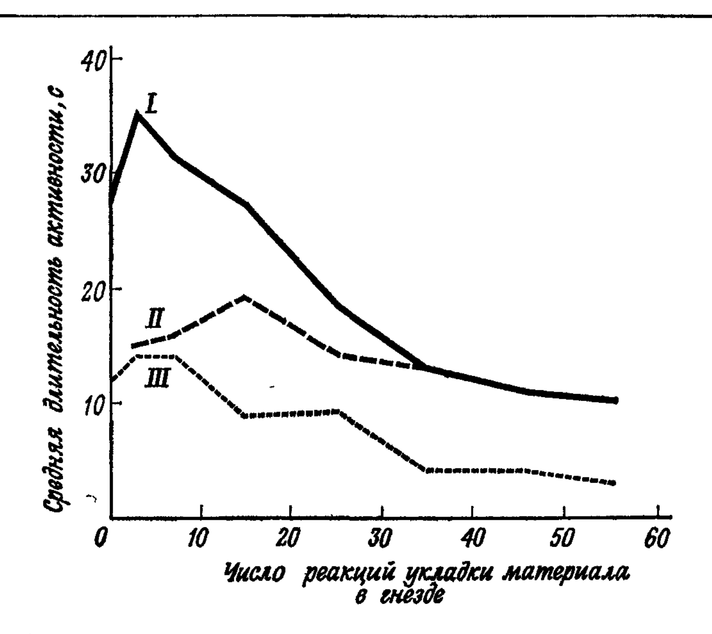


Рис. 180. Гнездостроительное поведение канарейки [1051].

Длительность периодов сбора гнездового материала (*I*), переноса его в гнездо (*III*) и укладки в гнезде (*II*) в зависимости от числа реакций укладки материала в гнезде за время наблюдения.

нений внешних раздражителей, но в уже начавшейся последовательности вероятность одного определенного действия варьирует в зависимости от действия, совершившегося перед ним. Зависимость последующего действия от предыдущего уменьшается по мере увеличения временнóго интервала между ними. Временной интервал, при котором вторая активность становится статистически независимой от первой, для разных видов активности различен [1844]. Неправильным было бы считать, что выполнение одной реакции просто разрешает появление следующей. На основании анализа гнездостроительного поведения канарейки можно предположить существование более прямых положительных и отрицательных эффектов последействия.

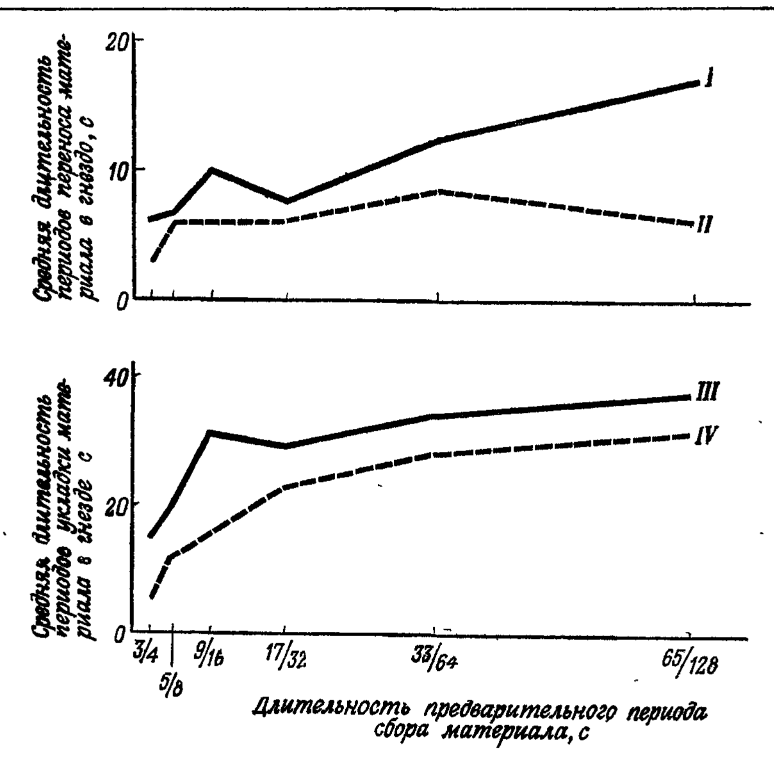


Рис. 181. Гнездостроительное поведение канарейки.

Длительность периодов переноса материала в гнездо (вверху) и строительства гнезда (внизу) в зависимости от длительности предшествующего периода сбора материала. *I* — за переносом материала не следует период строительства; *II* — за переносом следует укладка его в гнезде; *III* — за укладкой материала в гнезде не следует периода сбора; *IV* — за укладкой материала в гнезде следует период его сбора.

Мы уже видели, что выполнение одного вида активности может сопровождаться одновременным тормозным влиянием на другие (см. разд. 17.1). Анализ случаев, в которых тормозный эффект вызывается внешним стимулом, помогает понять, каким образом может возникать положительное или отрицательное влияние одного вида активности на другую. Рассмотрим это на более низком уровне интеграции. Волнообразные движения спинного плавника у морского конька могут подавляться периферической стимуляцией. Когда последняя прекращается, движения плавника возобновляются и некоторое время совершаются с большей амплитудой [1113]. Еще раньше Шеррингтон (см., например, [2202]) на основании исследования спинальных рефлексов предположил, что после снятия торможения может развиться возбуждение ранее заторможенных элементов («последовательная индукция»). Встречается и противоположный эффект. У серебристого

карася с перерезкой над продолговатым мозгом при ориентировании тела против течения воды обнаруживаются плавательные движения повышенной интенсивности, но затем интенсивность этих движений становится ниже нормального уровня.

Феномен, подобный этому, по крайней мере на поведенческом уровне анализа, описан Кеннеди при исследовании свекловичной тли *Aphis fabae*. Достигнув половой зрелости, насекомые некоторое время летают, затем опускаются на листья кормового растения и начинают кормиться. Кеннеди [1327—1331] показал, что возбуждение каждого из этих видов активности оказывает тормозное влияние на

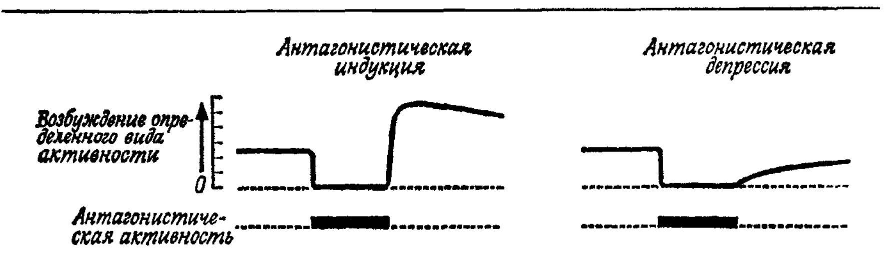


Рис. 182. Схематическое изображение «антагонистической индукции» и «антагонистической депрессии» [1328].

другой. Когда активность одного вида прекращается, ранее заторможенная активность может появиться либо с большей (антагонистическая индукция), либо с меньшей (антагонистическая депрессия) силой (рис. 182). Какой именно из этих эффектов возникнет, зависит от конкретных условий. Например, эффект влияния полета насекомого на последующую посадку зависит от характера поверхности, на которую оно садится, от того, насколько «энергичной» была предыдущая посадка, и от того, сколько времени насекомое находилось в полете.

Имеются данные о том, что индуктивное и депрессивное последействия связаны не с выполнением активности, а со стимулами, которые ее вызывают. Так, характер поверхности определяет интенсивность реакции посадки. Поскольку слабые и сильные раздражители, вызывающие посадку, по-разному влияют на полет, даже при постоянном общем числе посадок именно эти раздражители, а не сама посадка влияют на дальнейший полет. Кеннеди предположил, что стимул, вызывающий одну активность, одновременно тормозит антагонистическую; это торможение затем приводит к последействию.

Хотя Кеннеди и интерпретирует эти результаты при помощи понятий, сходных с предложенными Шеррингтоном понятиями «последовательной индукции» и торможения, он не подразумевает при этом сходство механизмов. Кеннеди сам подчеркивает, что и по временно́й шкале и по уровню сложности данное явление отличается

от описанных Шеррингтоном. Что особенно важно, так это реципрокность влияния разного рода активностей друг на друга, а также то, что полет не является поисковым поведением для посадки и кормления (в том смысле, что обе активности вызываются одинаковыми факторами), так как именно сам полет (или стимулы, вызывающие его) частично определяет состояние готовности насекомого к принятию пищи.

Другим примером (хотя автор не пытается интерпретировать его в понятиях «последовательной индукции») могут служить колебательные движения мотыльков перед принятием «позы покоя» после периода активности [164, 274, 275]. Число колебаний возрастает с увеличением длительности предшествующего полета согласно простой линейной зависимости; эта зависимость несколько изменяется с «возрастом» насекомого. Продолжительность предшествующего полета влияет на интенсивность «колебательных движений»; это означает, что она каким-то образом регистрируется. Эта регистрация, по-видимому, не зависит от экстероцептивной и проприоцептивной обратной связи, возникающей в полете, или от изменений энергетических резервов организма. Ввиду отсутствия других правдоподобных объяснений можно предположить, что «колебательные движения» прямо зависят от активации центральных нервных механизмов, участвующих в полете, а не от периферических последствий этих процессов.

Возможно, что подобное описание можно было бы применить и к случаю внезапного усиления агрессивности или появления реакции бегства сразу же после спаривания у многих позвоночных. Как упомянуто в гл. 16, церемония ухаживания, предшествующая спариванию, включает тенденции к различным несовместимым типам поведения, например атаке, бегству и половому поведению. Первые две во время спаривания подавляются, но, как только оно завершается, они сразу же могут проявиться.

Подобную же «индукцию» можно также наблюдать в экспериментах по условным рефлексам. При классическом условном рефлексе (см. разд. 24.2) такая реакция, как слюноотделение, усиливается, если положительному условному раздражителю предшествует отрицательный раздражитель, временно тормозящий реакцию [1904]. Сходный эффект можно получить при инструментальном рефлексе. Первая реакция подкрепляется в присутствии любого из двух раздражителей, которые предъявляются последовательно. Если затем подкреплять только реакцию на один из двух раздражителей, то частота реакции на другой (теперь «отрицательный») раздражитель уменьшается. Более того, уровень реакции на положительный раздражитель возрастает выше уровня, достигнутого до обучения дифференцировке. Поскольку изменение в уровне реакции на один из стимулов направлено в сторону, противоположную изменению уровня реакции на другой стимул, это изменение называют «контрастом» [1994]. Тот факт, что для повышения реакции на положительный раздражитель необходим начальный период выработки реакции на отрицатель-

ный раздражитель, можно доказать, вводя отрицательный раздражитель постепенно, так чтобы реакция на него не происходила. В этом случае в ответ на такое «безошибочное» обучение дифференцировке не произойдет никакого увеличения реакции на положительный стимул [2343].

25.5. ЗАВЕРШАЮЩИЕ СТИМУЛЫ И (ИЛИ) ПОДКРЕПЛЕНИЕ

Особый пример общих причинных факторов (см. разд. 25.1) представляют стимулы, приводящие последовательность поведенческих актов к завершению. Поскольку такие «завершающие стимулы» влияют на целый ряд различных типов поведения, они играют определенную роль в их временнóй интеграции. Некоторые примеры этого

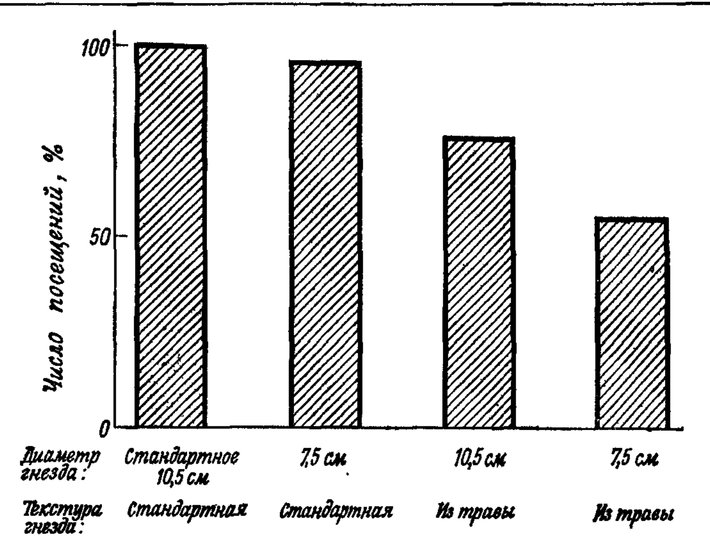


Рис. 183. Влияние различных искусственных гнезд, отличающихся от стандартного диаметром или материалом, из которого оно построено, на гнездостроительное поведение самки канарейки [1061].

Высота столбиков указывает процентное отношение числа посещений искусственного гнезда к числу посещений стандартного гнезда в ближайшие дни.

(завершающие стимулы в церемонии ухаживания у трехиглой колюшки и в питьевом и пищевом поведении млекопитающих) мы уже рассмотрели в гл. 10. В качестве еще одного примера можно привести гнездостроительное поведение домашней канарейки. В этом случае стимулы, получаемые самкой от гнезда, которое она строит, вызывают уменьшение гнездостроительного поведения и, таким образом, играют роль в подавлении всей гнездостроительной активности примерно ко времени откладки яиц (рис. 183).

Строительство прекращается не внезапно после «контакта» с готовым гнездом, гнездостроительная активность снижается постепенно в результате повторной стимуляции. В действительности это происходит очень часто; завершающий стимул редко действует по принципу «все или ничего». Кроме того, стимулы, являющиеся завершающими для данной последовательности, не обязательно должны снижать частоту всех звеньев этой последовательности. В случае с гнездостроительным поведением канарейки возможно, что стимулы от гнезда оказывают влияние и на вероятность последующего сбора материала, и на перенос его к гнезду, и на укладку в гнезде. В этом случае завершающие стимулы явно играют важную роль в наблюдаемой временно́й корреляции между различными элементами. У самца горчака (*Rhodeus amarus*) мы обнаруживаем более сложный процесс. Самка горчака откладывает икринки вблизи пресноводного моллюска, к жаберным лепесткам которого они прикрепляются. Запах свежеотложенной икры повышает агрессивность самца и увеличивает «скользящие броски» — движения, характерные для ранних фаз церемонии ухаживания, а также связанные с выделением спермы,— после того как самка отложит икринки. Однако частота других половых движений при запахе свежеотложенных икринок понижается, по-видимому вследствие повышения агрессивности. Анализ показывает, что различные половые движения подавляются в разной степени, причем на большинство из них запах оказывает довольно сильное влияние, а на «скользящие броски» не оказывает никакого. Таким образом, запах икринок служит завершающим стимулом для большинства видов половой активности (хотя действует посредством того, что повышает агрессивность) и не является таковым для «скользящих бросков» [2583]. Следовательно, действие запаха икринок на временны́е корреляции между различными видами половой активности у горчака довольно сильно отличается от действия гнезда на гнездостроительную активность у канареек.

Завершающие стимулы не только приводят к концу определенную последовательность поведенческих реакций, но могут оказывать влияние и на вероятность повторения определенных реакций. Как было показано выше (гл. 24), если после той или иной реакции, выполненной голодным животным, будет следовать краткое предъявление пищи, то частота повторения этой реакции может возрасти; если же прекратить предъявление пищи, то частота вновь уменьшится (см. разд. 24.2). Такое подкрепление влияет не только на сохранение оперантных реакций, но и на их временной ход. Распределение реакций во времени в основном обусловливается «режимом подкрепления», определяющим и число оперантных реакций, необходимое для получения подкрепления, и обычно временно́е распределение этих реакций. При режиме с переменным интервалом подкрепления голубь, например, получает пищу при клевках диска через некоторый период после предварительного предъявления пищи; этот период варьирует случайным образом от одного предъявления к другому.

В результате реакция будет происходить с довольно постоянной частотой. Если же пищевое подкрепление будет предъявляться через фиксированный интервал, т. е. подкрепление будет даваться только за реакцию, произведенную через определенное время (t с) после предыдущего подкрепления, то птица сначала будет клевать диск редко, а затем все чаще до очередного подкрепления. В результате график зависимости частоты реакций от времени приобретает характерный «зубчатый» вид (рис. 184) [696].

Каким точно образом осуществляется регуляция временно́й последовательности реакций, пока не известно. Было высказано предположение, что последовательность реакций обусловливается

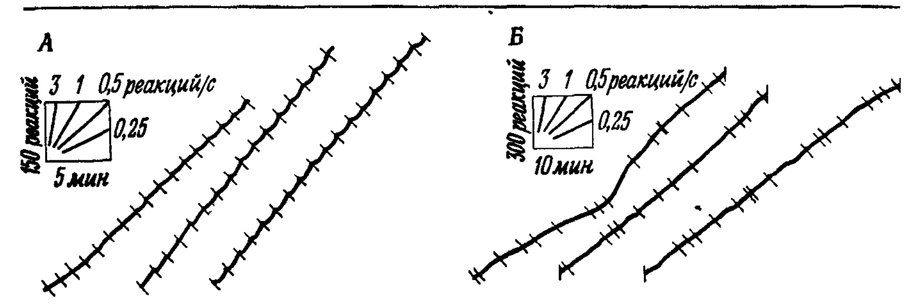


Рис. 184. Суммарная регистрация реакций, проведенная при режиме с фиксированным интервалом *(А)*, когда подкрепление может быть получено лишь в конце каждой минуты, и при режиме с переменным интервалом *(Б)*, когда подкрепление может быть получено в среднем через две минуты.

Масштаб графика по оси ординат (общее число реакций) и по оси абсцисс (время) показан слева от каждого рисунка (в рамке). Короткими черточками отмечены моменты получения подкрепления.

«цепной зависимостью», в которой каждая реакция действует как дифференцировочный раздражитель для следующей. Однако с помощью одних только понятий последовательности реакций нельзя объяснить постоянство частоты реакций при режиме с переменным интервалом подкрепления и «зубчатое» распределение при режиме с фиксированным интервалом. Кроме того, когда непрерывный контроль реакции со стороны раздражителей прерывается, например, временным прекращением подкрепления или стимулом, в присутствии которого реакция никогда не подкрепляется, «зубчатое» распределение реакций в пределах каждого интервала сохраняется [284, 1316]. Последовательность реакций при режиме с фиксированным интервалом должна, следовательно, иметь какие-то дополнительные временные «точки отсчета», по-видимому связанные с прежним подкреплением [577]. Такой точкой отсчета может служить интервал между реакциями в данной конкретной ситуации. Например, при режиме с фиксированным интервалом подкрепление поступает тогда, когда сумма интервалов между реакциями после последнего подкреп-

ления станет равной или превысит величину фиксированного интервала. Значит, частота реакций может в какой-то степени зависеть от возрастания вероятности подкрепления, по мере того как «накапливаются» интервалы между реакциями [1798]. Однако при режиме с фиксированным интервалом, который определяет только то, что реакция должна происходить через некоторое время после того, как закончится интервал, остаются неконтролируемыми многие параметры последовательности реакций. Действительно, хотя последовательности реакции при большинстве нормальных режимов могут быть приближенно описаны как «зубчатые» или как «постоянные», при использовании более точных измерений, таких, как частота реакций в любой данный момент или интервал между реакциями, оказывается, что они варьируют от особи к особи и даже у одной особи. Иными словами, такие режимы не контролируют важные факторы, влияющие на последовательность реакций. В той степени, в какой каждая оперантная реакция зависит от предшествующей реакции, будь то оперантная реакция или какая-то другая нерегистрируемая реакция, режим, оставляющий такие зависимости неопределенными, теряет контроль над появлением реакции [283].

Та степень, с какой подкрепление контролирует последовательность реакций в ограниченной ситуации, дает основание полагать, что оно играет важную роль в интеграции естественных последовательностей поведенческих реакций. Однако, как мы уже видели в случае гнездостроительного поведения канарейки, не только подкрепление, но и общие причинные факторы, цепные зависимости и другие следствия выполнения реакций могут также играть роль в интеграции последовательности. Точное значение каждого из этих процессов в интеграции естественных последовательностей еще предстоит выяснить.

25.6. ЦЕЛИ

Многие последовательности поведенческих актов, по-видимому, должны включать ряд реакций, которые отобраны и направлены таким образом, что приводят животное к определенной цели. В таких случаях можно сказать, что различные реакции, совершаемые животным до достижения цели, объединяются этой целью. Что касается точной интерпретации таких случаев, то на этот счет существуют самые крайние точки зрения. Когда понятие о «целевых» побуждениях, введенное в начале двадцатого века, столкнулось с понятиями «рефлексов» и «тропизмов», принятыми первыми бихевиористами, многие сочли применение таких слов, как «цель» или «направленность», неоправданным. Частично это было связано с тем, что такие термины могут иметь еще какой-то смысл, помимо того, который им придавался в чисто описательных целях. Но сейчас, когда признали, что даже механизмы с отрицательной обратной связью можно рассматривать как телеологические [2049], считается возможным трактовать поведение

животных в понятиях «поиска цели». После того как Крейк [474] высказал предположение, что мышление можно рассматривать как форму символики, сходную с употребляемой в вычислительной технике, стало легче постулировать у животных наличие «схемы», «мысленных схем», «нервных моделей» или зоилльверта, с которыми могла бы сравниваться внешняя ситуация. Однако следует задать себе вопрос, когда же необходимы такие концепции. Кроме того, нельзя забывать о различиях между животными: одних и тех же целей разные животные добиваются разными путями, а способности представителей разных видов и разных филетических групп весьма различны. Необходимо, следовательно, определить, насколько широкими могут быть наши обобщения. Выясняя причинные механизмы, лежащие в основе адаптивного поведения, должны ли мы рассматривать все поведение животных как «направленное» [2088] и можно ли различать степени направленности?

Сначала остановимся на терминологических вопросах. Понятие «цели» всегда связано с ситуацией, которая заканчивает последовательность поведенческих актов. Однако обратное утверждение несправедливо, поскольку последовательности поведенческих актов могут завершаться так, что это не опишешь как достижение какой-то цели. Например, мы уже говорили об изменениях в реактивности, связанных с «выполнением» (гл. 13), «привыканием» (гл. 6 и 13), «удалением» или изменением вызывающих реакцию стимулов (см., например, разд. 15.3) и угашением (гл. 24). Если термин «целенаправленное» определить так широко, чтобы он включал все подобные случаи, то он вряд ли будет полезен при классификации поведения. Часто даже в тех случаях, когда последовательность поведенческих актов заканчивается завершающим стимулом (гл. 10), это поведение трудно назвать целенаправленным, так как влияние завершающих стимулов может быть чисто тормозным [1075].

Общим для определений целенаправленного поведения является предположение, что у животного есть какой-то внутренний коррелят целевой ситуации (см., например, [2137, 2375]). В операциональном плане можно предположить, что целенаправленные реакции — это такие реакции, которые контролируются несоответствием между данной конкретной ситуацией и целевой ситуацией: действия животного прекращаются, когда эти ситуации совпадают. Ряд таких случаев был уже рассмотрен в предыдущих главах, например коррекция, производимая певцом, когда ему приходится долго тянуть одну ноту (гл. 3), и оптомоторные реакции и реакции ориентации у насекомых (гл. 5 и 7). На первый взгляд представляется, что есть простой критерий целенаправленного поведения и что он сводится к следующему: если активность, просто вызываемая раздражителем, усиливается (как по частоте, так и по интенсивности) по мере приближения раздражителя к определенной величине, то поведенческая активность, направленная к определенной цели, будет ослабевать по мере приближения к целевой ситуации. Однако здесь возникают некоторые

трудности. Во-первых, как уже говорилось в разд. 6.4, следует соблюдать большую осторожность, переходя от поведения, контролируемого несоответствием между существующей ситуацией и зелльвертом, к постулированию компараторного механизма. Во-вторых, в приведенных выше случаях описано значительно более простое поведение, чем то, которое описывается как целенаправленное, например побежка в лабиринте. Если мы попытаемся рассмотреть последнее, то все уже не будет выглядеть так просто. Крысы часто бегут быстрее всего при приближении к цели [1742], да и люди начинают работать более энергично, когда работа близится к завершению [2541]. В таких случаях реакция не имеет никакой устойчивой связи с несоответствием, а мы, стало быть,— никакого критерия целенаправленного поведения.

Торп [2375] дал дополнительные критерии, по которым совокупность действий можно определить как целевую, или целенаправленную. Должен иметься большой, но не бесконечный ряд альтернативных действий и должна быть определенная способность выбирать более рациональный или более простой путь из двух или нескольких возможных. Смысл последнего критерия очевиден: имеется в виду, например, способность выбирать кратчайший путь в лабиринте, предпочитая его знакомому пути (см., например, [1882]). Однако в качестве общего критерия он не особенно пригоден, так как трудно говорить о большей или меньшей целесообразности пути, который животное никогда не использует. Торп не определяет критерий существования альтернативных способов действия. Подразумевает ли он альтернативные способы действия эффекторов или центральных нервных механизмов или способность находить новые пути?

Кроме того, наличие альтернативных действий само по себе, безусловно, не является основанием для предположений о «целенаправленности». Например, Рассел [2088] приводил классические наблюдения Дженнингса над инфузорией *Stentor*, которая, попав в струю частиц кармина, может «испытать» несколько разных способов действий, до тех пор пока не выберется из нее; он использовал этот пример как свидетельство существования «силы, меняющей поведение в зависимости от результатов предшествующих действий, силы, которая по существу является психической и которая приводит явления и действия в соответствие с ситуацией». Однако это уж слишком сложно; каждый вид поведения стереотипен, и его прекращение может быть вызвано просто тормозными эффектами, следующими за выполнением (гл. 13), а не реакцией на «сигналы ошибки».

Торп [2375] также ссылается на сложность и изменчивость поведения как на доказательство его целенаправленности. Например, он дает описание поведения при восстановлении гнезд у ос и других беспозвоночных, которое обнаруживает неожиданную пластичность как в типе действий, так и в способах организации их в последовательности. Однако какие именно стимулы вызывают отдельные реакции, до сих пор точно не известно, и, таким образом, нет окончательных

доказательств, что, например, реакция осы на повреждение гнезда является реакцией на разницу между поврежденным и целым гнездом, а не реакцией на края дыры.

Еще один пример, подробно рассмотренный Торпом [2375], относится к гнездостроительному поведению длиннохвостой синицы (*Aegithalos caudatus*). Ссылаясь на описательные данные Тинбергена, Торп показывает, что данное поведение формируется из тринадцати двигательных актов и реактивности к восемнадцати раздражителям, разрешающим эти реакции. Торп высказывает мысль, что такая сложность свидетельствует о целевой направленности, и считает, что у птицы имеется какое-то «представление» о том, как должно выглядеть законченное гнездо и что «добавление в определенные места кусочков мха и лишайника будет «приближать» гнездо к идеальному образу, тогда как добавление в другие — уменьшать его сходство с этим образом». Фактически здесь надо рассмотреть три главных момента. Во-первых, данные, полученные на других видах птиц, говорят о том, что на гнездостроительное поведение влияют стимулы, получаемые от гнезда (см. разд. 25.4); однако само по себе это не обязательно предполагает сравнение с золльвертом. Во-вторых (это по крайней мере вполне вероятно), ориентация отдельных гнездостроительных движений зависит от неровностей, щелей или выступов в постройке. Но даже если в данном случае имеет смысл говорить о сравнении с золльвертом, то только в отношении соответствия ему отдельных движений, а это вовсе не то же самое, что сравнение имеющейся структуры с законченным гнездом. Крук [488], исследуя гнездостроительное поведение ткачиков, не нашел никаких данных, свидетельствующих о процессе сравнения стимулов, получаемых от гнезда, с целевой ситуацией. При повреждении гнезд восстановление их было по существу стереотипным повторением ранних фаз гнездостроительного поведения, и эти действия были успешными лишь в тех случаях, если не изменялась ориентация гнезда. Если же ориентацию изменяли, то птица строила новое исходное кольцо и, начиная с него, возводила новое гнездо, которое не совпадало со старым. Третий момент связан с тем, что Торп в своем обсуждении этого и других случаев гнездостроительного поведения предположил, что сигналы ошибки способствуют интеграции и другим путем. Не только движения, вызываемые и ориентируемые несоответствием существующего строения завершенному гнезду, но и движения, уменьшающие это несоответствие (даже если они не достигают цели немедленно), будут повторяться с большей вероятностью. Это позволило бы рассматривать гнездостроительное поведение в одном ряду с другими примерами развития двигательных актов (гл. 19), однако оснований для такой точки зрения пока не много. Имеющиеся данные говорят о том, что эффективность и ориентация движений больше зависят от уровня мотивации, чем от опыта (см. разд. 25.2).

Третий пример, приводимый по тому же поводу Расселом, совсем другого порядка. Как мы уже говорили в гл. 24, крысы, у которых

путем операций на спинном мозге или мозжечке вызывали нарушения двигательной координации, тем не менее могли использовать совершенно новые движения, чтобы найти правильный путь в лабиринте [1461]. Весьма существенным моментом является то, что новые движения не стереотипны, а отбираются таким образом, чтобы приблизить животное к цели. Кроме того, новые последовательности движений без какой-либо случайной активности сразу же сменяют старые и оказываются эффективными.

Сопоставляя эти примеры, можно сделать два вывода. Во-первых, постоянство поведения при разнообразии действий не может быть критерием его «целенаправленности» в полезном смысле этого термина, если эти действия не отбираются из обширного репертуара стереотипных движений или из варьирующих по форме движений так, что это приводит животное к цели. Во-вторых, самое сложное проявление целенаправленности предполагает выбор наиболее экономичного пути от начальной точки к конечной цели и, стало быть, неизменность этого пути. Когда обезьяна, получив механическую «головоломку», кусает, толкает и трясет ее явно совершенно случайным образом, поведение обезьяны целенаправленно только в том смысле, что решение головоломки прекратит подобное поведение, но не в том, что обезьяна руководствуется сигналами ошибки. Не будучи показателем целенаправленности, такая изменчивость типов поведения может служить показателем противоположного явления, так как предполагает, что особого отбора при этом не происходит. Кажущаяся изменчивость эффективного целенаправленного поведения связана лишь с большим числом начальных точек, из которых может быть найден путь к цели.

Если поведение описывается как целенаправленное, вся последовательность складывается из последовательностей промежуточных целей («субцелей»). Это можно проиллюстрировать с помощью модели обучения крыс в лабиринте, предложенной Дейчем [572]. Дейч утверждает, что обучение в лабиринте состоит не в выработке ряда реакций, а в установлении последовательности субцелей, поочередное достижение которых приводит к окончательной цели — к кормушке. Здесь мы имеем дело в первую очередь не с обучением, а с регуляцией уже выученных реакций. Чтобы объяснить это, Дейч разработал гипотетическую схему, основанную на мотивационной модели с обратной связью и использующую также принципы общих причинных факторов, цепных реакций и тормозных связей, которая объясняет многие факты обучения в лабиринте. Его мотивационная модель показана на рис. 185, где отмечено действие обратной связи. Дейч предполагает, что в основе решения сложной задачи (например, выбор правильного пути в лабиринте) лежит серия элементов, каждый из которых состоит из анализатора (или сенсорно-перцептивного механизма с избирательной реактивностью), промежуточного звена и двигательного элемента. Промежуточные звенья соединяются таким образом, что, когда «первичное» звено (обозначенное на рис. 185

как «центральная структура») активируется изменением во внутренней среде, все другие звенья также активируются (принцип общих причинных факторов). Как только анализатор подвергнется раздражению, возбуждение перестает проходить дальше первичного звена и направляется на двигательный механизм (рис. 186). Этот элемент действует как механизм поиска цели, оптимизируя получаемую стимуляцию. Когда это достигнуто, возбуждается следующий анализатор (принцип цепной реакции), и его стимуляция оптимизируется благодаря активности его собственного двигательного механизма.

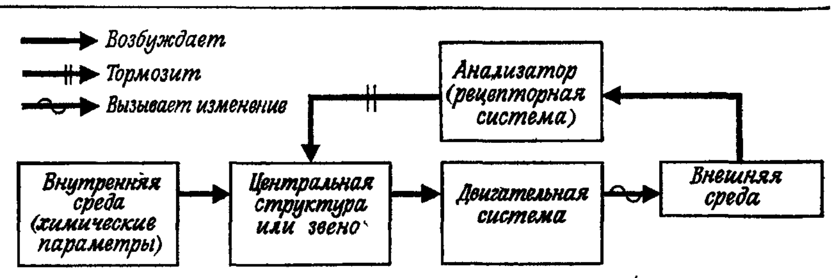


Рис. 185. Предложенная Дейчем модель мотивации, основанная на принципе обратной связи [572].

Процесс продолжается до тех пор, пока активность первичного звена не будет заторможена соответствующим завершающим стимулом. При дополнительном предположении об изменении проводимости в связях, наступающем после исполнения, схема Дейча описывает модель механизма, который будет обучаться побежке с поочередной сменой целей и остановке, когда вся серия целей исчерпается. Модель будет избегать тупиков и сокращать путь, но не может делать обходов. Особенно интересна способность модели находить более короткий путь, так как это предполагает, что при возникновении такой возможности модель будет идти к целям, более близким (в пространственном или каком-то ином отношении) к конечной завершающей цели, вместо того чтобы действовать в уже установившемся порядке. Иными словами, отбор среди возможных целей не случаен, но и не определяется полностью внешними условиями. Таким образом, в основе лежит поиск цели как в том смысле, что субцели разыскиваются двигательными механизмами, действующими по очереди, так и в том смысле, что имеется определенная способность отбирать соответствующие субцели. Такие схемы могут оказаться полезными для определения условий, необходимых, чтобы как-то «объяснить» (на любом аналитическом уровне) поведение в лабиринте. Неизвестно, однако, насколько эти схемы могут способствовать окончательному решению вопроса.

Здесь важно подчеркнуть, что поведение может быть на одном уровне интеграции целенаправленным, а на другом — нет. На ран-

них стадиях гнездостроительного поведения характерные движения ткачика ориентированы и скоординированы так, чтобы получить законченный «стежок», но эти стежки не направляются таким образом, чтобы это привело к сооружению гнезда. Низшие уровни, вероятно, целенаправленны, но направленности поведения к завершению строительства гнезда при этом нет. У Э. Говарда в классических полевых исследованиях поведения птиц можно найти множество

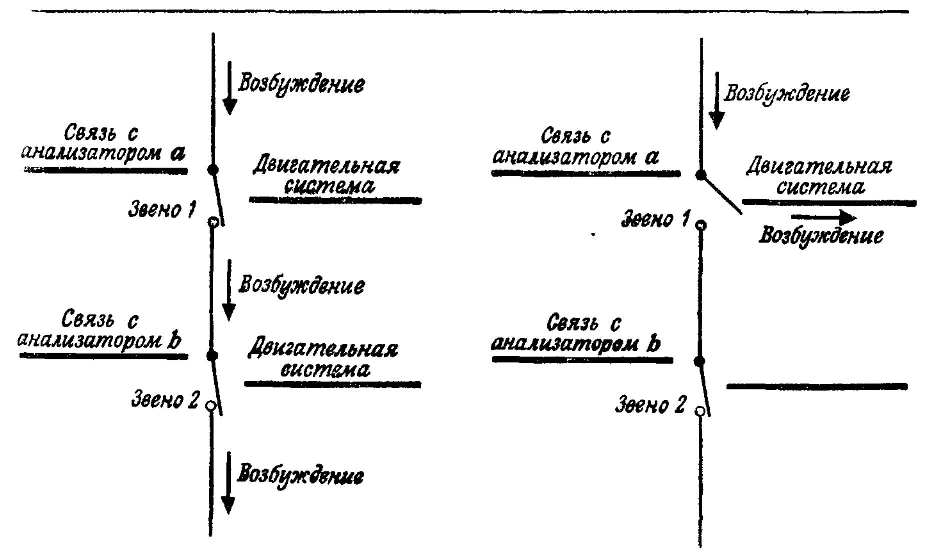
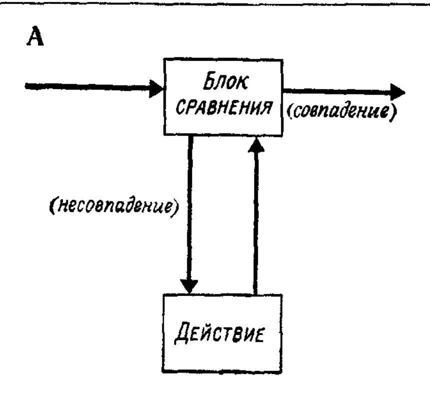


Рис. 186. Предложенная Дейчем схема действия механизма, лежащего в основе целенаправленного поведения [572].

Слева — анализаторы не подвергались раздражению и возбуждение передается по звеньям *1* и *2*. *Справа* — раздражение анализатора *a* включает двигательную систему и выключает звено *2*.

других примеров того, как при низкой мотивации видоспецифичные движения исполняются в незавершенной, дезориентированной и лишенной функционального значения форме. Даже в тех случаях, когда мотивация достигает максимальной силы, биологические следствия могут появляться без действия целесообразных механизмов, ведущих к этим следствиям. Например, при строительстве гнезда действия целенаправленных механизмов, управляющих частными видами активности, вероятно, интегрируются стимулами от увеличивающейся постройки, что ведет к завершению строительства гнезда (рис. 119 и 120).

Эти же случаи можно рассмотреть, используя схему, разработанную Миллером и др. [1735], для описания целенаправленности поведения человека. Эти авторы предположили, что основным в организации поведения является зависимость от отрицательной обратной



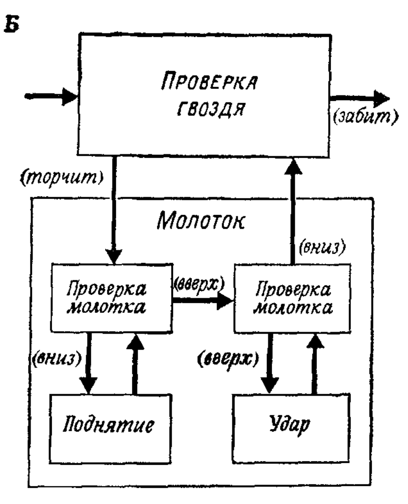


Рис. 187. Элемент ТДТП (тест — действие — тест — прекращение действия *(А)* и иерархическая организация ТДТП-элементов для процесса забивания гвоздя *(Б)* [1735].

связи, как показано на рис. 187, *А*. Блок проверки служит для сравнения входа с определенными критериями, установленными организмом: в результате несовпадения происходит реакция. После реакции следующая проверка вновь выявляет несовпадение. Если совпадение произошло, действие прекращается. Последовательность, таким образом, выглядит как тест — действие — тест — прекращение действия, ТДТП (Test — Operate — Test — Exit, TOTE).

Такая схема может быть применена на многих уровнях: от рефлекса, где схема может отражать происхождение импульсов, передаваемых по нейронам, до более сложных форм поведения, в случае

которых на схеме будут представлены потоки информации и управляющие сигналы. Авторы предположили, что такие ТДТП-элементы могут быть связаны в иерархическую систему, и проиллюстрировали эту мысль, рассмотрев предполагаемый механизм, лежащий в основе движений заколачивания гвоздя молотком (рис. 187, *Б*). Движение состоит из двух фаз — поднятия молотка и удара по шляпке гвоздя. Этот процесс должен продолжаться до тех пор, пока шляпка гвоздя не будет утоплена. Таким образом, последовательность событий выглядит следующим образом.

Проверка гвоздя (установка шляпкой вверх). Проверка молотка (молоток внизу). Поднятие молотка. Проверка молотка (молоток вверху). Удар по гвоздю. Проверка молотка (молоток внизу). Проверка гвоздя (шляпка торчит)... Проверка гвоздя (шляпка утоплена). Управление передается в другой блок.

Не стоит останавливаться на множестве случаев, в которых такую модель можно было бы использовать для выявления структуры поведения человека. В данном случае нам важно обратить внимание на иерархическую организацию, так как она создает возможность целенаправленного поведения (в определенном смысле) на одном уровне и ненаправленного на другом. Миллер и его сотрудники предполагают, что даже простейший рефлекс основывается на структуре ТДТП. Это не только не необходимо, но и ошибочно. В самом деле, ведь основной задачей сравнительных психологов как раз и является определение того, на каких уровнях и на каких этапах применима каждая модель (ср. гл. 3).

В итоге мы видим, что любое определение целенаправленного поведения сопряжено с трудностями. Хотя в некотором смысле эта категория полезна и позволяет выделять поведенческие последовательности (включающие, видимо, не только те принципы интеграции, которые мы ранее обсуждали в этой главе), ее трудно выделить с помощью каких-либо точных критериев. Ясно, что для того, чтобы термином «цель» можно было пользоваться, он должен быть применим к ситуациям, приводящим поведенческие последовательности к концу. Кроме того, он должен быть ограничен случаями, в которых в поведение включены реакции на несоответствие между существующей и целевой ситуацией, что явно подразумевает обратную связь. Однако следует помнить, что такое несоответствие не всегда легко определить и что оно может разными способами влиять на поведение — определять интенсивность активности или ее направленность, природу или даже субцели, на которые она направлена. Степень изменчивости поведения, хотя и проливает свет на природу участвующих в этом механизмов, сама по себе неприменима в качестве критерия. Если учесть эти трудности в определении, ясно, что мы можем использовать термин «целенаправленность» лишь как грубое описательное понятие. Тем не менее применение методов (даже только качественных), используемых при исследовании управляющих систем, показывает, что целенаправленность поведения можно объяснить, не по-

стулируя никаких таинственных сил. В этом ограниченном смысле целенаправленность поддается причинному анализу.

25.7. ВЫВОДЫ

1. Рассмотрены механизмы, с помощью которых различные формы поведения в репертуаре животного объединяются в функционально значимые последовательности.

2. Общность причинных факторов у нескольких форм поведения может способствовать функциональной интеграции последних.

3. При цепной реакции каждое движение или действие переносит животное в ситуацию, которая вызывает следующую реакцию. Обычно такие цепи не являются жестко фиксированными. Рассмотрена разница между естественно возникающими цепными реакциями и вырабатываемыми в лабораторных условиях.

4. Важную роль в интеграции играют тормозные взаимодействия между видами активности, подобные тем, что были рассмотрены в гл. 17.

5. Выполнение любой реакции из данной последовательности может повлиять на вероятность появления остальных реакций. Такие эффекты можно описать как «индукцию» и «депрессию».

6. Поведенческие последовательности могут интегрироваться благодаря ситуациям, при которых осуществляется завершающая реакция и которые обладают подкрепляющим действием, меняющим как частоту повторения, так и временной ход реакций.

7. Термин «целевая направленность» использовался по отношению к механизмам весьма различной сложности, и объяснительная ценность его весьма мала. Когда мы рассматриваем определенные формы поведения, этот термин может быть полезен. Но установить общие критерии для «целевой направленности», которые можно было бы применять в различных ситуациях, очень трудно.

ГЛАВА 26

СВЯЗИ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ОРГАНИЗМА С ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ

Как уже отмечалось, при изучении развития организма мы обычно выделяем какие-то определенные стороны поведения, тогда как в действительности развитие каждого аспекта поведения зависит от развития всех других в процессе сложного взаимодействия между организмом и средой. В процессе этого взаимодействия изменяется не только организм. Среда не статична, а кроме того, она может в свою очередь изменяться под влиянием организма; это, конечно, особенно относится к другим особям, с которыми соприкасается данный организм. Таким образом, чтобы понять процесс развития организма в целом, надо сначала разобрать вопрос о взаимодействиях между развивающимся организмом и изменяющейся средой. В этой главе мы рассмотрим три попытки подобного исследования. Первая касается связи репродуктивного поведения у птиц с временем года; в этом случае поведение определяется главным образом (хотя и не исключительно) физическими факторами среды. В двух других рассмотрено развитие детенышей у млекопитающих; здесь наиболее важным фактором окружающей среды является мать.

26.1. РАЗВИТИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ У САМОК КАНАРЕЕК

Процесс размножения у самок канарейки слагается из определенной последовательности частично перекрывающихся поведенческих актов: формирование пары, ухаживание и спаривание; выбор места для гнезда и гнездостроение; откладка яиц, насиживание и вскармливание птенцов. Каждый из этих видов активности должен быть приурочен к строго определенному времени в соответствии с другими видами активности, физическими условиями, присутствием других особей своего вида и, разумеется, со сроками откладки яиц. Надлежащее распределение всех этих элементов во времени достигается в результате сложных взаимодействий между самкой и ее внешним окружением. При описании этого процесса нам удобнее рассмотреть сначала два аспекта, которых мы уже касались при разборе других проблем, а затем дать общую картину интеграции поведения в целом.

Мы начнем с взаимодействия самки с половым партнером. Таксономически канарейки близки к зеленушкам, а также (хотя это родство несколько более отдаленное) к зябликам, и церемония ухаживания

у них протекает примерно так же, как и у этих видов (гл. 16). В начале периода формирования пары самец враждебно относится ко всем другим особям. Готовая к спариванию самка в ответ на угрозу самца принимает позу подчинения, и это заставляет самца переходить от агрессивных форм поведения к ухаживанию. Ухаживание можно описать как поведение, основанное на конфликтных тенденциях нападать, бежать прочь и спариваться с самкой. В результате стимуляции, получаемой от самца, поведение самки постепенно изменяется, что в свою очередь приводит к дальнейшему снижению агрессивности самца. На этой стадии действия самца можно объяснить конфликтными тенденциями к бегству от самки и к спариванию с ней. Постепенно последняя становится преобладающей и происходит спаривание (хотя многие попытки спариться бывают безуспешны) (ср. с рис. 130). Это краткое описание, конечно, представляет собой лишь поверхностный очерк сложных взаимодействий, продолжающихся многие дни, недели или даже месяцы [1047].

Второй аспект — это последовательность элементов поведения, из которых слагается гнездостроительная активность. Как мы уже видели (гл. 25), эти элементы можно разбить на три главные группы: сбор гнездового материала, перенос его и укладка в гнезде. Частота появления элементов каждой из этих групп зависит, вероятно, от влияния одних и тех же эндокринных факторов; кроме того, поскольку кратковременные флуктуации этих частот коррелируют друг с другом, можно предположить, что здесь имеются и другие общие факторы кратковременного действия. Переход от одной активности к другой частично обусловливается раздражителями, возникающими в результате выполнения предыдущей реакции, т. е. активность организована по принципу цепных реакций. Кроме того, этот переход зависит от различия в порогах отдельных видов активности и, возможно, от эффектов угашения, развивающихся после выполнения реакции. Поскольку канарейка обычно не собирает материал на этапе его укладки внутри частично построенного гнезда (даже при наличии подходящего для гнезда материала), следует предположить, что между разными видами активности имеются тормозные взаимодействия. Значение предварительного опыта для интеграции последовательности различных элементов поведения, как мы уже видели, остается пока еще неясным (см. разд. 25.2).

Как уже отмечалось в гл. 25, чтобы объяснить многие изменения в гнездостроительном поведении, происходящие по мере строительства гнезда, вовсе не обязательно постулировать какое-то подкрепляющее влияние, оказываемое приближением к законченной конструкции. Раздражители от частично построенного гнезда оказывают, однако, ряд других воздействий на гнездостроительное поведение [1051]. Замена гнезда, которое строит самка, искусственным гнездом с меньшим диаметром лотка приводит к следующим результатам:

1. Изменяется частота некоторых гнездостроительных движений, выполняемых самкой, сидящей в гнезде. Например, скребущие дви-

жения ногами чаще производятся в гнезде с маленьким лотком, чем с большим.

2. Изменение структуры гнезда влияет также на ориентацию гнездостроительных движений, что в еще более резкой форме проявляется у ткачиков (рис. 119 и 120).

3. Усиливается отбор материала для выстилки гнезда. В лабораторных условиях, если птице предоставить траву и перья, то траву она будет использовать в основном для постройки стенок гнезда, а перья — для выстилки лотка. На любой стадии строительства замена гнезда другим, с меньшим диаметром лотка приводит к увеличению

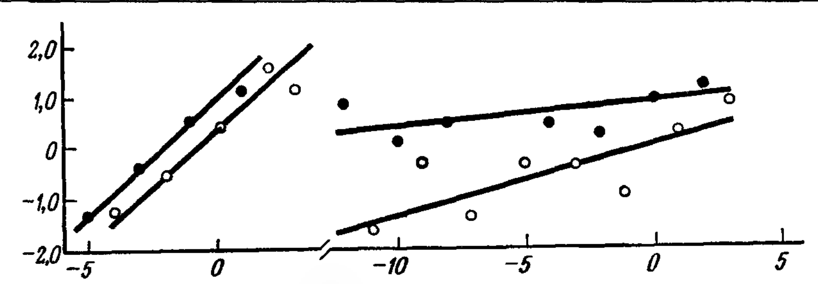


Рис. 188. Выбор материала для гнезда двумя самками канарейки в зависимости от размера лотка гнезда и числа дней, прошедших с момента откладки первого яйца [1051, 1052].

В качестве материала для гнезда самке были предоставлены трава и перья. Объяснение в тексте.

доли переносимых в гнездо перьев. На рис. 188 приведены данные, полученные в двух опытах с разными самками. В этих опытах самке поочередно (через день) предоставляли гнездо с нормальным лотком и гнездо с уменьшенным. По оси абсцисс отложено число дней, прошедших после откладки первого яйца, по оси ординат — показатель относительной доли перьев в общем количестве переносимого материала. Кривая, проведенная через точки, полученные для маленького лотка (черные точки), показывает, что доля перьев в нем выше, чем в гнезде с большим лотком (белые точки) [1072].

4. Общее снижение гнездостроительной активности. В нормальных условиях эта активность снижается примерно к моменту начала кладки (рис. 183).

Приведенные данные показывают, что при обычных обстоятельствах гнездостроительное поведение самки определяется ее взаимодействием с гнездом, которое она строит.

Обсудив взаимодействие между поведением самки и поведением ее полового партнера, а также связь поведения самки со структурой строящегося гнезда, мы можем теперь рассмотреть другие аспекты развития репродуктивного поведения в целом на протяжении сезона размножения [1061, 1063, 1074]. Схематически эти процессы изобра-

жены на рис. 189. Развитие репродуктивного поведения самки в начале естественного сезона размножения ускоряется под действием увеличения длины дня. Так как подобные же изменения можно вызвать инъекциями гонадотропных гормонов, то изменение длины дня, по-видимому, действует через какой-то гипофизарный механизм. Развитие репродуктивного поведения самки усиливается также стимуляцией, получаемой от самца. Если самку содержать без самца, то репродуктивное поведение развивается гораздо медленнее (рис. 190).

В результате вызванных таким образом гипоталамо-гипофизарных эндокринных изменений самка приступает к строительству гнезда, принимает участие в церемонии «ритуального кормления» и спаривается с самцом. Гнездостроительная активность становится особенно интенсивной в течение последних 1—2 недель перед началом откладки яиц (рис. 191, *А* и *Б*).

Однако часто репродуктивное поведение самки происходит неравномерно: оно может носить циклический характер, при котором гнездостроительная активность возрастает, достигая некоторого «пика», а затем снижается, но откладки яиц не происходит (рис. 191, *В—Д*).

В последние недели перед откладкой яиц у самки развивается наседное пятно. Перья на брюшке выпадают, сосуды кожи расширяются, а еще позднее на этом месте развивается отечность. Оголенный участок кожи становится все более чувствительным к тактильной стимуляции (рис. 91).

Спаривание и гнездостроительная активность достигают максимума одновременно, за несколько дней до откладки яиц. Максимум гнездостроительного поведения коррелирует с периодом быстрого развития яичников, и его можно вызвать введением больших доз эстрогенов. Однако точная гормональная основа этого поведения пока не выяснена. Циклические изменения в развитии репродуктивного поведения (рис. 191, *В—Д*), возможно, связаны с созреванием последовательных групп яйцевых фолликулов, которые прекращают развитие и подвергаются атрезии, не дойдя до овуляции. Отдельные признаки развития наседного пятна и развитие яйцевода можно вызвать инъекциями эстрогена в сочетании с пролактином, андрогеном и (или) прогестероном [1210, 1211]. Выделение этих гормонов является следствием секреции либо гонадотропина, либо эстрогена, либо обоих этих гормонов.

Самка получает стимуляцию от чаши гнезда, которое она строит, прикасаясь к гнезду наседным пятном. Эффективность данного гнезда в качестве раздражителя, таким образом, усиливается с повышением чувствительности самки к тактильным раздражениям (рис. 91). Видимо, в основном по этой причине относительная доля перьев, приносимых в гнездо, увеличивается по мере приближения начала кладки яиц, даже если внешняя стимуляция остается постоянной (рис. 188). Стимуляция, получаемая от гнезда (или от гнездостроительной активности), не только влияет на гнездострои-

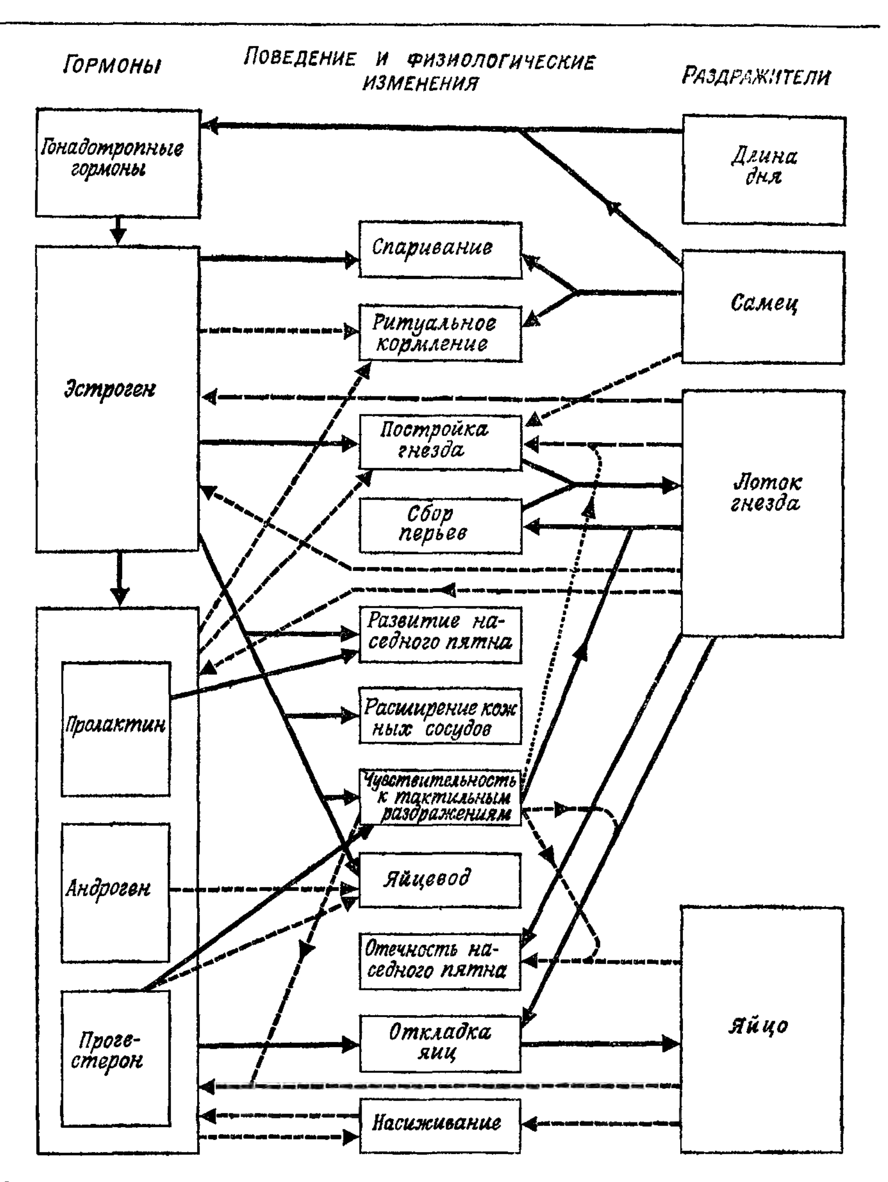


Рис. 189. Связь между развитием репродуктивного поведения самок канарейки, внешними раздражителями и внутренними гормональными состояниями [1061].

Сплошные стрелки — экспериментально установленные положительные влияния, пунктирные стрелки — экспериментально установленные отрицательные влияния; прерывистые стрелки — вероятные связи, точно еще не установленные. В тех случаях, когда степень возможного косвенного влияния еще не установлена, на рисунке отмечено только прямое влияние.

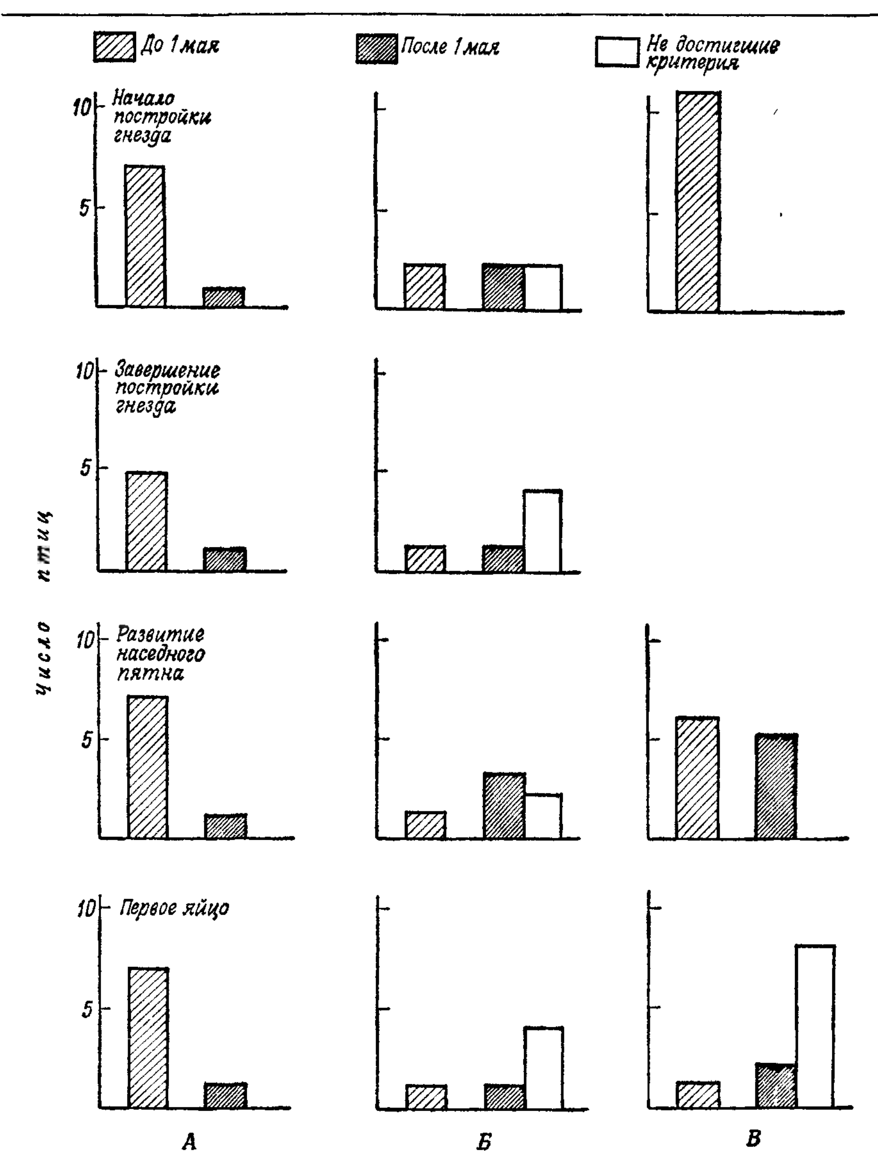


Рис. 190. Влияние присутствия самца и (или) возможности вести строительство гнезда на различные стороны развития репродуктивного поведения у самок канарейки [1074].

Высота столбиков соответствует числу подопытных самок, развитие репродуктивного поведения которых достигло определенного уровня до 1 мая, после 1 мая и вообще не достигло его за весь сезон размножения.

А. Наличие самца и возможности строить гнездо. *Б*. Отсутствие самца и наличие возможности строить гнездо. *В*. Наличие самца и отсутствие возможности завершить постройку гнезда.

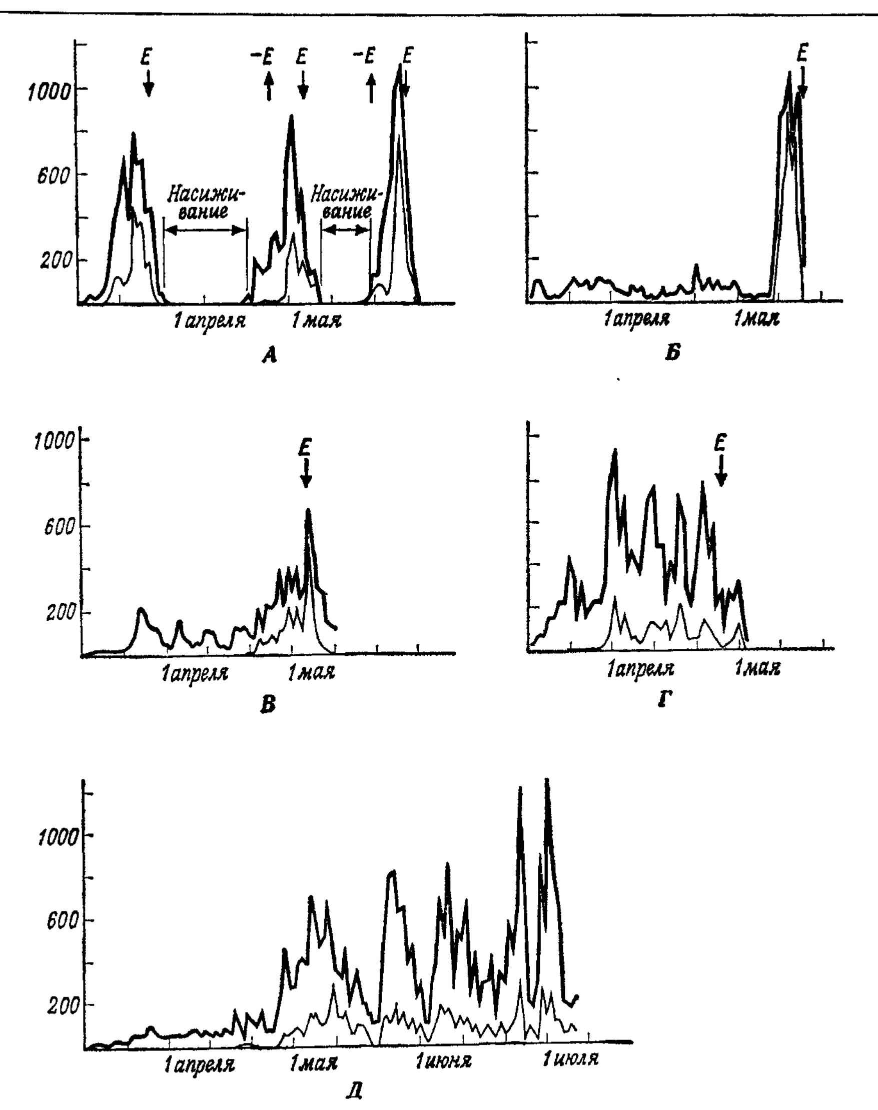


Рис. 191. Изменение гнездостроительной активности на протяжении сезона размножения у пяти различных самок канареек, которых содержали без самцов [1063].

Гнездостроительную активность за день оценивали по числу травинок, взятых из распределительного устройства (толстые кривые) или занесенных в гнездо (тонкие кривые). Буквой *E* обозначен день откладки первого яйца; *E* с минусом впереди — день, в который экспериментатор удалил яйцо. *А*. Самка отложила три яйца и насиживала в промежутки между их откладкой. *Б*. У самки наблюдалась низкая гнездостроительная активность, которая усилилась только перед самой откладкой яиц в конце сезона. *В* и *Г*. Две самки, у которых наблюдались почти циклические флуктуации в гнездостроительной активности перед откладкой яиц. *Д*. Гнездостроительная активность самки циклически менялась, но откладки яиц не произошло.

тельное поведение, но и ускоряет дальнейшее развитие репродуктивного поведения самки. У самок, которым не давали возможности завершить строительство гнезда, начало откладки яиц затягивалось (рис. 191). Влияние самца на поздние фазы репродуктивного поведения, вероятно, частично проявляется в том, что он побуждает самку строить гнездо.

Причинные факторы, лежащие в основе насиживания и выкармливания молодых, у этого вида пока еще не изучены. Однако ясно, что регуляция репродуктивного поведения определяется не рядом независимых друг от друга цепей причинных факторов, а сложным переплетением процессов, протекающих вне и внутри организма и включающих петли как положительной, так и отрицательной обратной связи. На схеме, изображенной на рис. 189, сложные взаимодействия, происходящие в природе, несомненно, представлены несколько упрощенно. Однако общий принцип, состоящий в том, что развитие репродуктивного поведения птиц обусловлено функционированием систем именно этого типа, подтверждается детальным исследованием Лермана [1484] на горлицах (*Streptopelia risoria*) и данными, полученными при изучении других видов (см. обзоры Лермана [1482, 1483] и Фарнера [686]).

26.2 ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ МАТЕРЬЮ И ДЕТЕНЫШАМИ У КОШЕК

Взаимоотношения между кошкой и котятами подробно исследовались в ряде работ (см., например, [668, 669, 2047, 2144, 2146]). Эти работы показали, что развитие поведения у котят зависит от постоянного и все увеличивающегося взаимодействия между кошкой и котятами, которое начинается с момента их рождения или даже до него. Это взаимодействие обусловлено гормональным состоянием и связанными с ним изменениями в поведении матери, а также развитием у котят мотиваций, способности к восприятию и движению. Взаимосвязанные изменения в поведении матери и котят обусловливаются накапливающимся опытом и общением между котятами. К сожалению, мы можем лишь в самых общих чертах описать сложнейшее переплетение факторов, вскрытое тщательными исследованиями при строго контролируемых условиях.

Сам процесс родов связан с рядом изменений как в организме самки (гормональных и мышечных), так и в окружающей ее среде (появление новорожденных котят и выделение плодных вод). Самка совершает множество различных действий (вылизывает себя и новорожденных котят, вылизывает пол, съедает послед и т. п.), обусловленных взаимодействием стимулирующих влияний эндогенных процессов (например, сокращений матки и прохождения плода) и экзогенных раздражителей, которые являются как бы продуктами этих процессов, например плодные воды, новорожденные котята и плацента. Во время родов периоды интенсивной активности, содейст-

вующей родам, сменяются периодами полного изнеможения и покоя, во время которых уже появившиеся на свет котята могут начать сосать. В течение всего этого времени самка очень часто вылизывает заднюю часть своего тела; это может быть вызвано изменением кожной чувствительности и способствует родам.

После родов наступает период покоя, во время которого вылизывание новорожденных котят и другие реакции самки, направленные на котят, усиливают ее связь с ними. Котята начинают сосать обычно в течение первого часа после родов. Часто этому способствует «огораживающая» поза самки. Самка приближается к котенку или группе котят, ложится на бок и, вытянув передние и задние лапы друг к другу, как бы «огораживает» котят своим телом. Котята ищут соски, реагируя на форму тела матери, но находят и захватывают их только после многочисленных неудачных попыток. Начиная с первого дня поведение котят при сосании сильно меняется под влиянием накапливающегося опыта, и вскоре развиваются индивидуальные особенности этого поведения, часто включающие предпочтение какого-то определенного соска (см. также [669, 1579]). Разумеется, на различные формы взаимного приспособления матери и детенышей во время кормления влияет развитие у котят способности к восприятию и движению.

Время, которое самка тратит на кормление котят, зависит на всех стадиях от числа котят в помете. По мере роста котят это время уменьшается (рис. 192). В течение первых 20 дней кормление почти всегда начинается по инициативе матери (рис. 193). Между 20-м и 30-м днями кормление может начаться по инициативе котят или матери. Это изменение происходит на фоне развития у котят способности к восприятию (некоторые аспекты которой были рассмотрены в гл. 20), что повышает эффективность их действий, связанных с кормлением и ориентацией, и увеличения их подвижности, силы и т. п. Процесс кормления занимает центральное место в этот период развития котят и формирования их связей с другими особями; кроме того, в этот же период у котят появляются и другие реакции (например, «игры»). В дальнейшем кормление все больше и больше зависит от инициативы котят, которые повсюду следуют за матерью. Самка начинает активно отталкивать котят и избегать их, и периоды кормления постепенно становятся короче.

В первые дни после рождения на взаимоотношения между матерью и котятами сильное влияние оказывает привязанность и ориентировка котят на «родной угол», т. е. участок клетки, наиболее сильно пахнущий самкой. Уже через несколько часов после рождения запах этого места, а также контакты с матерью начинают оказывать на котят успокаивающее действие. Сначала котята находят этот угол, руководствуясь тактильными и химическими сигналами, позже (примерно на 5-й день) начинают зрительно ориентироваться на «родной угол» клетки, а еще позже — во всей клетке. На первых порах действия матери тоже имеют большое значение для возвращения выбравшихся из «родного угла» котят (при этом кошка реагирует в основном на

Рис. 192. Время, затраченное тремя кошками на кормление своих котят (по данным ежедневных двухчасовых наблюдений) [2144, 2146].

I — кошка с тремя котятами; *II* — кошка с двумя котятами; *III* — кошка с одним котенком.

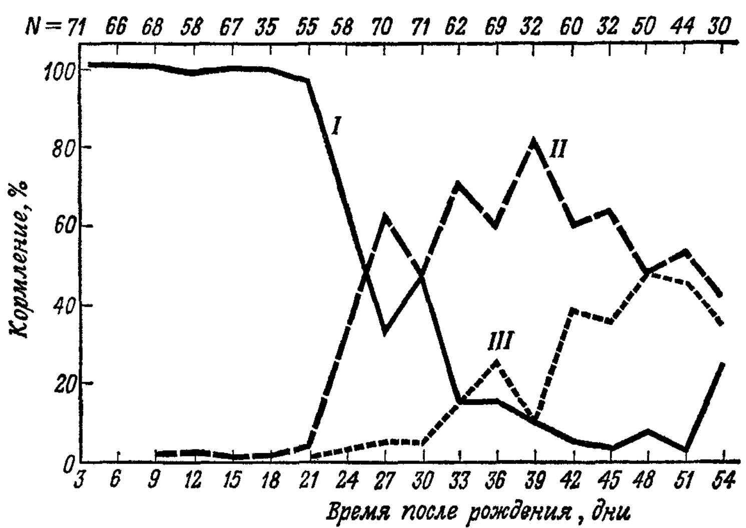


Рис. 193. Инициация начала кормления (по данным ежедневных двухчасовых наблюдений за тремя кошками с котятами) [2144].

N — число кормлений, зарегистрированных в течение трехдневного периода. *I* — приближение матери к котятам, *II* — взаимное приближение, *III* — приближение котят к матери.

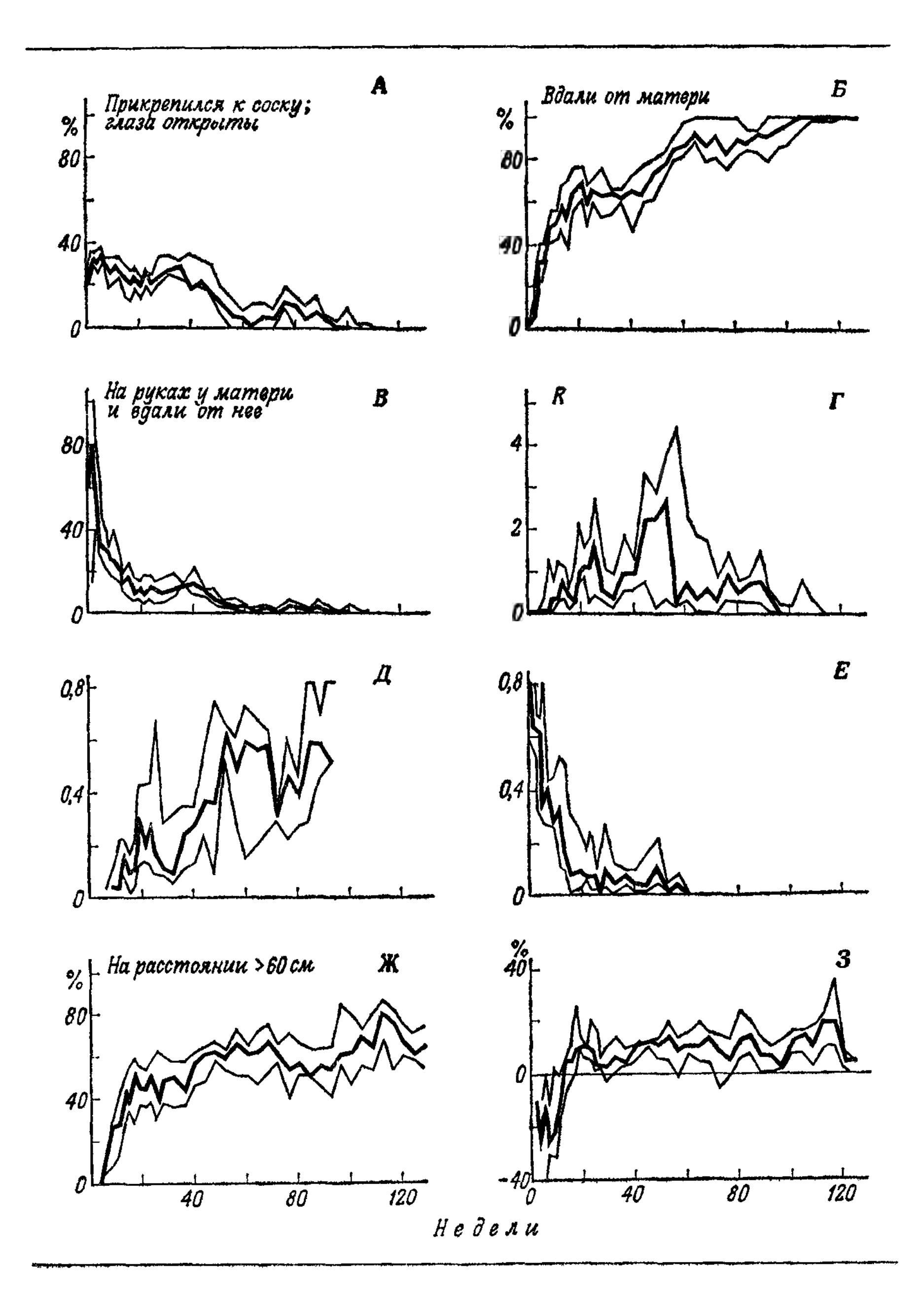
писк котят). На этом этапе мать играет основную роль в том, чтобы все котята держались вместе. По мере роста котят поведенческие связи между ними и матерью изменяются. Не только все чаще и чаще котята сами начинают кормление, но, кроме того, мать начинает покидать их на значительные периоды времени. Такое поведение матери обусловливается не только какими-то внутренними изменениями: в тех случаях, когда у нее всего один котенок, а не несколько, оно менее выражено.

Временно отбирая котят у матери и удаляя их от остальных, а затем возвращая назад, Шнейрла и Розенблатт [2144] показали «необходимость непрерывного поведенческого и функционального взаимодействия между самкой и детенышами для того, чтобы у котенка развилось поведение сосания, соответствующее его возрастной группе. В этих психологических процессах органические факторы, лежащие в основе реципрокной стимуляции, играют основную и очень сложную роль». Таким образом, ясно, что понять, как развивается социальное поведение, мы сможем только после того, как изучим взаимодействие между котенком, его матерью и другими котятами из выводка на каждой стадии развития. Подобный же анализ материнского поведения у крыс, выявивший влияние взаимоотношений между матерью и детенышами на изменение реактивности матери к крысятам, был проведен Розенблаттом и Лерманом [2046].

26.3. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ МАТЕРЬЮ И ДЕТЕНЫШЕМ У МАКАК-РЕЗУСОВ

Развитию поведения у обезьян уделялось особенно большое внимание из-за их филогенетической близости к человеку. Описательные данные имеются уже по многим видам, но мы ввиду ограниченности объема остановимся на исследованиях макак-резусов в условиях неволи, основываясь на обзорах Г. и М. Харлоу [927] (см. также [918]) и Хайнда и Спенсер-Бус [1071]. Харлоу и сотрудники работали главным образом с обезьянами, которых содержали в довольно маленьких клетках, что позволяло наблюдать за животными вблизи при довольно строгом экспериментальном контроле. Хайнд и Спенсер-Бус изучали в неволе группы обезьян, состоявшие из самца, трех или четырех самок и их детенышей. Такие условия обеспечивали более «обогащенную среду», чем маленькие лабораторные клетки, и в то же время позволяли контролировать и регистрировать поведение гораздо точнее, чем при наблюдениях в естественных условиях. Данные, полученные в этих исследованиях, качественно соответствуют и данным полевых исследований [2251].

В раннем детстве детеныши макак-резусов проводят очень много времени «на руках» у матери, тесно прижавшись к ней в положении живот к животу. В этот период главную роль играют две группы рефлексов. К первой относятся рефлексы, связанные с кормлением, а также реакция «цепляньяа» и, возможно, другие двигательные


А
Прикрепился к соску; глаза открыты
%
80
40
0
Б
Вдали от матери
%
80
40
0
В
На руках у матери и вдали от нее
80
40
0
Г
R
4
2
0
Д
0,8
0,4
0
Е
0,8
0,4
0
Ж
На расстоянии >60 см
%
80
40
0
40
80
120
З
%
40
0
-40
0
40
80
120
Недели

рефлексы, помогающие детенышу держаться возле соска (например, стремление карабкаться вверх). Ко второй группе относятся двигательные реакции, помогающие детенышу установить и сохранять положение живот к животу. Однако подобное поведение детеныша было бы совершенно неэффективным, если бы не было пассивного или активного содействия со стороны матери. Мать укачивает, кормит молоком, обыскивает своего детеныша, удерживает его около себя и возвращает, если он отошел далеко. В экспериментах Харлоу было показано, что это поведение определяется собственным опытом матери в раннем возрасте — у обезьян, выросших с искусственными проволочными «матерями» (см. ниже), адекватного материнского поведения не развивается.

По-видимому, детеныши резусов обучаются узнавать свою мать в течение первых двух недель жизни. В экспериментальных условиях реакцию различения можно выработать у них начиная с 10-дневного возраста [2678]. В течение первых недель жизни развиваются способности к восприятию и появляются манипуляторные навыки (см. разд. 20.2 и 20.8—20.10). Примерно в возрасте 3 недель появляется координация между движениями глаз, конечностей и рта, что дает возможность детенышу самостоятельно есть, а в 6 недель он уже способен бегать по вертикальной проволочной сетке [1070].

Примерно с недельного возраста детеныш начинает отходить от матери. На рис. 194 показано постепенное возрастание независимости детенышей, живущих в небольших группах в неволе; данные основаны на наблюдениях в утренние часы. Время, проводимое не с матерью, быстро увеличивается в возрасте от 2 до примерно 20 недель и в самом конце первого года жизни (рис. 194, *Б*). Этому соответствует уменьшение времени, в течение которого он сосет мать (рис. 194, *А*) и спит у нее на руках. На рис. 194, *В* число полуминутных интервалов, в которые детеныш находился либо на руках у матери, либо отдельно от нее, выражено в процентах от числа интервалов, в течение которых детеныш находился отдельно от матери. Снижение этой

Рис. 194. Возрастные изменения во взаимоотношениях между матерями и детенышами у макак-резусов [1071].

А. Число полуминутных интервалов, в которые детеныш не спал, прикрепившись к соску матери. *Б*. Число полуминутных интервалов, в которые детеныш находился отдельно от матери. *В*. Число полуминутных интервалов, в которые детеныш находился либо на руках матери, либо отдельно от нее, выраженное в процентах числа интервалов, которые детеныш проводил отдельно от матери. *Г*. Число случаев, когда мать отвергала попытку детеныша уцепиться за нее. *Д*. Отношение числа случаев, в которых мать пресекала попытку детеныша добраться до соска, к общему числу случаев, в которых детеныш пытался добраться до соска или был взят на руки матерью. *Е*. Отношение числа случаев, в которых мать брала детеныша на руки по собственной инициативе, к общему числу случаев, в которых детеныш попадал на руки к матери. *Ж*. Число полуминутных интервалов, которые детеныш проводил на расстоянии более 60 см от матери, выраженное как процент случаев, в которых они держались отдельно друг от друга. *З*. Разность между процентом приближений (с расстояния >60 см на расстояние <60 см) в результате перемещений детеныша и процентом удалений (с расстояния <60 см на расстояние >60 см) по инициативе детеныша.

На графиках *А*, *Б* и *Г* данные представлены в процентах от общего числа полуминутных интервалов, в которые велись наблюдения. На каждом рисунке толстой линией обозначены средние значения, а тонкими — пределы срединных ошибок.

кривой показывает, что периоды времени, проводимые совсем без матери, постепенно увеличиваются.

В течение почти всего первого года жизни пятую часть светлого времени суток детеныш проводит у соска матери. Лишь небольшую часть этого времени он действительно сосет. Сосок служит как бы дополнительной точкой прикрепления к активно двигающейся матери, а кроме того, соской-пустышкой, успокаивающей детеныша. То, что мать служит источником пищи,— лишь один из аспектов ее привлекательности для детеныша [930]. У детенышей резусов отнимали настоящих

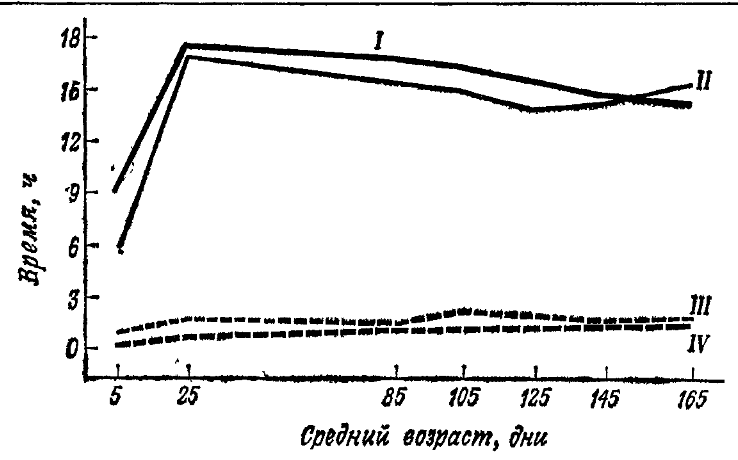


Рис. 195. Число часов в среднем, которые детеныши макак-резусов проводили ежедневно в контакте с проволочной и матерчатой моделью, заменяющей мать [930].

I — матерчатая модель + кормление; *II* — матерчатая модель без кормления; *III* — проволочная модель + кормление; *IV* — проволочная модель без кормления.

матерей и заменяли их моделями. В одном опыте детенышу предоставляли два муляжа: один представлял собой в основном проволочный цилиндр, а другой был, кроме того, обтянут тканью. Одну половину детенышей кормили на проволочной модели, а другую — на матерчатой. Независимо от того, какая «мать» их кормила, обезьянки проводили значительно больше времени на матерчатой, чем на проволочной модели (рис. 195). В других экспериментах было показано, что в незнакомой или устрашающей ситуации возможность прицепиться именно к матерчатой, а не к проволочной «матери» снижает беспокойство детеныша. Очевидно, очень важен «контактный комфорт», обеспечиваемый матерью.

По мере развития детеныша его взаимоотношения с матерью постепенно меняются. Чтобы понять динамику этих изменений, необходимо разобрать по отдельности роли матери и детеныша в их взаимоотношениях. Например, нужно понять, является ли увеличи-

вающаяся независимость детеныша результатом изменений поведения его самого, матери или их обоих. Для начала следовало бы рассмотреть, нельзя ли объяснить наблюдаемые изменения во взаимоотношениях между матерью и детенышем разными сочетаниями четырех простейших возможных изменений, а именно повышением или понижением у матери и у детеныша тенденции положительно реагировать (т. е. без избегания или агрессии) друг на друга. Конечно, предположение, что изменение отношений между матерью и детенышем обусловливается только изменениями четырех основных типов, очень упрощенно, однако оно может послужить исходной точкой для анализа.

Применение этого метода иллюстрирует табл. 2, где показано предсказанное влияние этих изменений на четыре типичных показателя. Показателями служат: 1) время, проводимое детенышем вдали от матери; 2) отношение числа попыток детеныша добраться до соска, пресеченных матерью *(R)*, к общему числу успешных *(A+M)* и безуспешных *(R)* попыток добраться до соска; 3) относительное число полуминутных интервалов, в которые детеныш находится только на расстоянии более 60 см от матери — показатель «только > 60 см» (60 см — это расстояние, на котором мать может дотянуться до детеныша); 4) показатель % *Ap* — %*L*, выражающий роль детеныша в сохранении пространственной близости к матери. Последний показатель определяется разницей между процентом случаев *Ap* (от approach — приближение), в которых расстояние между матерью и детенышем становилось меньше 60 см благодаря приближению детеныша, и процентом случаев, в которых оно становилось более 60 см *(L)* благодаря удалению детеныша (от leaving — удаление).

Таблица 2

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ВЛИЯНИЯ ЧЕТЫРЕХ ОСНОВНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ВО ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ МАТЕРЬЮ И ДЕТЕНЫШЕМ (УКАЗАНЫ СЛЕВА) НА ОПРЕДЕЛЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ НИМИ. НАПРАВЛЕНИЕ СТРЕЛКИ ПОКАЗЫВАЕТ ПОВЫШЕНИЕ ИЛИ ПОНИЖЕНИЕ СТРЕМЛЕНИЯ МАТЕРИ ИЛИ ДЕТЕНЫША ДЕРЖАТЬСЯ ПОБЛИЗОСТИ ДРУГ ОТ ДРУГА (ОБЪЯСНЕНИЯ В ТЕКСТЕ)

	Время, проводимое без матери	$R/(A+M+R)$	Только > 60 см	$\%Ap - \%L$
Детеныш (←) Мать	+	−	+	−
Детеныш (→) Мать	−	+	−	+
Детеныш Мать (→)	+	+	+	+
Детеныш Мать (←)	−	−	−	−

Ясно, что все постулированные изменения влияют на время, проводимое без матери, и на время, проводимое на расстоянии более 60 см от матери, в одном и том же направлении, хотя изме-

нения этих величин не обязательно должны строго коррелировать друг с другом. Относительное число отвергнутых попыток детеныша $(R/(A+M+R)$ и его активность в поддержании пространственной близости к матери должны коррелировать подобным же образом. Степень действительной корреляции между такими парами показателей дает некоторую меру адекватности четырех постулируемых изменений для объяснения наблюдаемых явлений. Далее, увеличение времени, проводимого без матери, следует в основном приписать действиям детеныша, если это вызвано понижением относительной частоты отвергнутых попыток к приближению, и действиям матери, если это связано с повышением последнего показателя. Аналогично

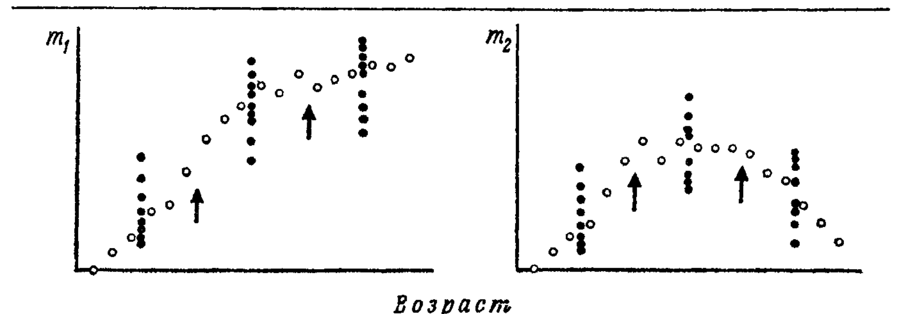


Рис. 196. Связь между возрастными изменениями двух гипотетических параметров m_1 и m_2 [1071].

Белые кружки — средние значения для всех животных каждого возраста; черные кружки — средние значения для отдельных животных, возраст которых находится в пределах, указанных стрелками.

увеличение времени, проводимого в отдалении от матери, обусловливается действием детеныша, если оно связано с понижением его инициативы в сохранении пространственной близости, и действиями матери в обратном случае (подробное обсуждение см. в [1065]).

Применение этого метода иллюстрируют гипотетические данные, приведенные на рис. 196. Белые кружки показывают средние величины определенного показателя для всех животных каждого возраста, и мы можем вычислить корреляции между показателями, полученными для животных каждой возрастной группы (отмечено стрелками). Рис. 194, *Б* показывает, что время, проведенное вдали от матери, положительно коррелирует со временем, проведенным на расстоянии более 60 см от нее (рис. 194, *Ж*), а относительная частота отвергнутых попыток (рис. 194, *Д*) — с показателем «%*Ap* — %*L*». Это оправдывает дальнейшее применение такого подхода. График показывает также, что относительная частота пресеченных попыток (рис. 194, *Д*) в целом положительно коррелирует с временем, проводимым без матери (рис. 194, *Б*), а время, проводимое в отдалении от матери, положительно коррелирует с частотой случаев,

когда сохранение пространственной близости происходит по инициативе детеныша (%*Ap* — %*L*, рис. 194, *З*). Таким образом, увеличивающаяся с возрастом независимость детеныша непосредственно связана с каким-то изменением в поведении матери, а не в поведении детеныша. Частота случаев, в которых детеныш получает доступ к соску $(A + M)$ по инициативе матери (M), понижается по мере того, как детеныш становится старше (рис. 194, *Е*). Это также согласуется с предположением, что растущая независимость детеныша обусловлена в основном изменением поведения матери. О понижении материнской заботливости свидетельствуют и другие показатели. Например, частота случаев, в которых мать насильно удерживает детеныша около себя, с возрастом понижается, достигая нуля к 40—50 неделям, а частота случаев, в которых она ведет себя агрессивно, возрастает. Абсолютная частота пресеченных попыток (R) достигает максимального уровня, после чего в противоположность относительной частоте $R/(A + M + R)$ падает (рис. 194, *Г*). Это снижение можно объяснить понижением «настойчивости» детеныша.

Превалирование роли матери в развитии независимости детеныша или даже пособничество этому развитию, конечно, не означает, что изменения в поведении матери носят эндогенный характер. Они могут быть вызваны изменениями в поведении детеныша, например увеличением его потребности в молоке или развитием его двигательной активности. Эти изменения являются следствием развития детеныша, которое в свою очередь зависит от поведения матери. Таким образом, все эти изменения основаны на сложных взаимодействиях, и наш анализ показывает, что мать — не просто опекун и пассивный фактор удовлетворения нужд детеныша, но что она играет активную роль в развитии его независимости.

Из рис. 196 видно, что можно провести подобный же анализ индивидуальных различий. Черные кружки показывают гипотетические индивидуальные средние величины, полученные в периоды времени, ограниченные стрелками; можно оценить корреляцию по порядку величин между двумя показателями. Анализ показывает, что, хотя в основном различия во взаимоотношениях между матерью и детенышем обусловливаются обоими партнерами, различия в поведении матерей играют главную роль в критический период между 7-й и 12-й неделями, а затем их значение уменьшается.

По мере того как детеныш начинает проводить все больше времени вдали от матери, он все больше исследует и изучает окружающий его мир и больше времени проводит в играх со своими сверстниками. Игры в основном состоят в приближениях к партнеру и в бегстве от него, а также в общих «свалках». Харлоу и его сотрудники исследовали развитие взаимоотношений между сверстниками в экспериментальной ситуации, схематически изображенной на рис. 197. Самок с детенышами содержали в клетках, соединенных с игровыми манежами. Размеры входов в манежи позволяли пролезать в них только детенышам. Ежедневно в определенные периоды входы от-

крывали, давая возможность детенышам побыть вместе, и регистрировали их общую игровую активность. Кроме того, Харлоу и его сотрудники изучали поведение детенышей (без матерей) в более сложных физических условиях «игрового помещения». В этих опытах игры обоих типов становились все чаще, пока детеныши не достигали 2—3-месячного возраста. Если детенышей содержали в группах, игры между ними оставались частыми до конца второго года. У самцов стремление начинать «игру-свалку» было выражено сильнее,

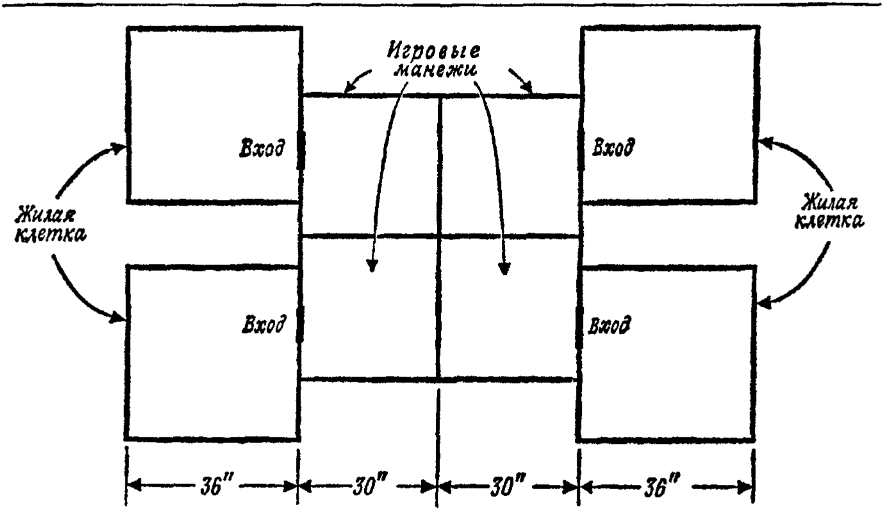


Рис. 197. План расположения игровых манежей, использованных для изучения влияния присутствия других особей на развитие молодых макак-резусов [927].

чем у самок. Общий уровень игровой активности заметно зависит от индивидуального опыта. Детеныши, росшие до 6-месячного возраста в полной изоляции от других особей, гораздо меньше играют и ведут себя значительно более робко при 32-недельном испытании в условиях «игрового помещения», чем детеныши, выросшие в условиях полуизоляции — в пустых проволочных клетках, из которых они могли видеть и слышать своих сверстников, но не могли прикасаться к ним (рис. 198, *А* и *Б*). При групповом содержании обезьян в более естественных условиях можно выявить и более тонкие воздействия опыта на игровое поведение. Например, возрастные изменения в характере групповых игр показывают, что молодые детеныши постепенно обучаются избегать нападений своих сверстников во время игр.

Половые различия проявляются довольно рано. Самцы не только чаще начинают «игры-свалки», но и чаще демонстрируют «поведение угрозы» (рис. 199), трясут ветки и с раннего возраста пытаются делать садки.

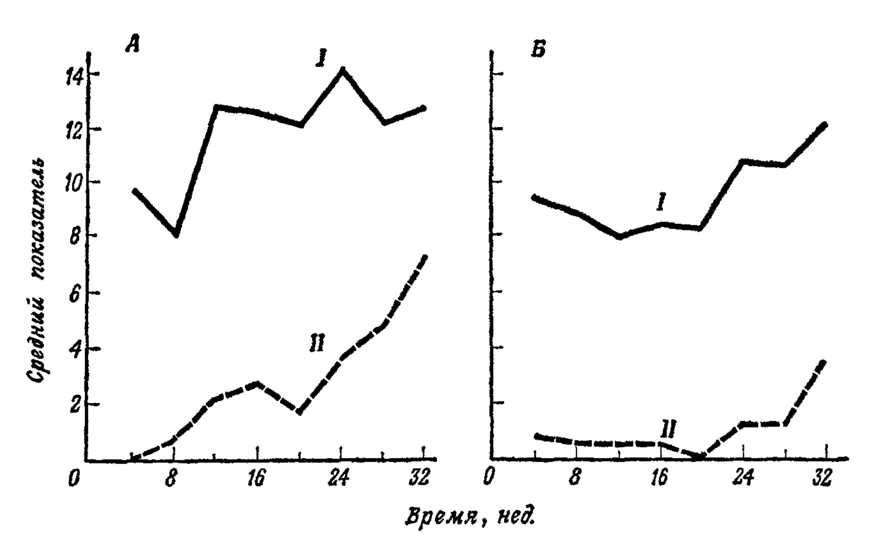


Рис. 198. Реакции 6-месячных детенышей макак-резусов, росших в условиях «полуизоляции» *(I)* и полной изоляции *(II)* [927].

А. Игровые реакции. *Б*. Реакции угрозы.

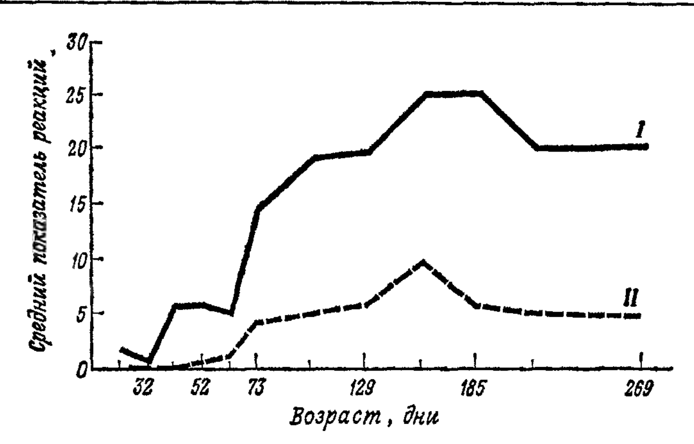


Рис. 199. Развитие реакции угрозы у самца *(I)* и самки *(II)* макак-резусов [923, 927].

На развитие поведения детеныша сильно влияют его взаимодействия с матерью и сверстниками. Если обратиться к крайнему случаю, то детеныши, воспитанные в пустых проволочных клетках, впоследствии обычно (хотя, видимо, не всегда [1692]) оказываются неспособными к нормальному половому поведению, и у выросших в таких условиях самок после родов развивается совершенно неадекватное материнское поведение. При содержании в условиях, более близких к естественным, детеныши вовлекаются своими сверстниками в игры вдали от матерей, хотя матери наблюдают за этими

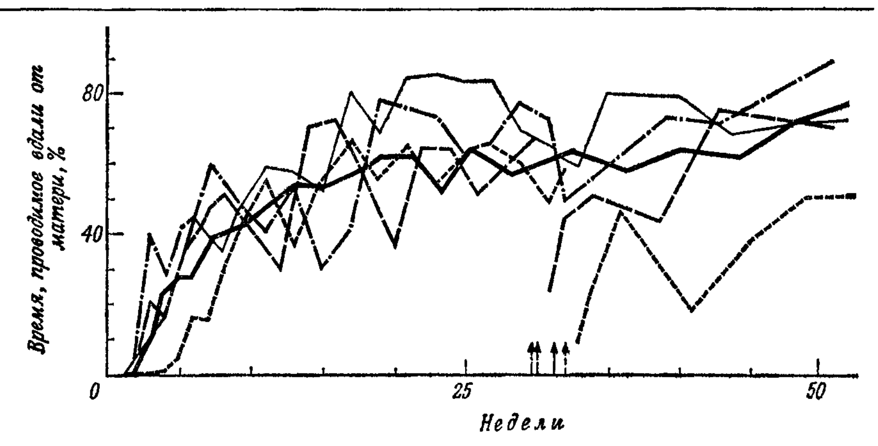


Рис. 200. Процент полуминутных интервалов, в которые детенышей (в возрасте от 0 до 52 недель) содержали отдельно от матерей [1071].

Жирная кривая — средние значения для 8 контрольных животных, остальные кривые соответствуют данным для отдельных детенышей, матерей которых удаляли на 6 дней в моменты, указанные соответствующими стрелками

играми и вмешиваются, если игра становится слишком грубой. Таким образом, взаимодействия детеныша с матерью и взаимодействия его со сверстниками взаимно влияют друг на друга.

Разлука с матерью на несколько дней угнетающе действует на детеныша — снижается и игровая и общая активность. При возвращении матери детеныши обычно усиленно льнут к ней. Возникают сложные взаимодействия, при которых мать сначала уступает настояниям детенышей, а затем начинает отвергать их до тех пор, пока между ними не установятся более гармоничные отношения. На рис. 200 показано среднее время, проводимое без матери контрольными животными (жирная кривая) и четырьмя подопытными, которых на 6 дней разлучали с матерью (на 30—32-й неделе жизни). Разлука с матерью оказала заметное влияние на поведение двух детенышей, и это влияние продолжалось в течение нескольких месяцев после проведения опыта. Все последствия временной разлуки с матерью можно оценить только при использовании большого

числа различных показателей взаимоотношений между матерью и детенышем и поведения детеныша. Имеющиеся в нашем распоряжении данные говорят, что эти последствия могут быть очень значительными. Одна из наиболее важных переменных, влияющих на степень воздействия разлуки,— это характер взаимоотношений, которые установились между детенышем и матерью до разлуки [1302, 2175, 2258].

В естественных условиях мать и детеныш живут в сообществе со сложной структурой. Члены сообщества проявляют к детенышу большой интерес, они разглядывают его, трогают, обыскивают, берут на руки и играют с ним; детеныш может вызвать у них агрессивные действия и элементы полового поведения. При групповом содержании в лабораторных условиях исследовательское и материнское поведение обычно бывает направлено на детенышей в возрасте до 12 недель, а впоследствии детеныши вызывают все меньше и меньше таких реакций. У самок, которые на два года старше детенышей, это поведение можно наблюдать чаще, чем у самок, принадлежащих к другим возрастным категориям [2257].

Такое внимание со стороны остальных членов группы обычно вызывает недовольство у матерей и они стараются оградить от него своих отпрысков, либо ограничивая передвижения детенышей, либо унося их, либо угрозами отгоняя других обезьян. То, что внимание других членов группы оказывает заметное влияние на связь между матерью и детенышем, обнаруживается при сравнении пар «мать — детеныш», живущих в группе с другими особями, и пар, живущих в изоляции от других особей. В последнем случае детеныши больше времени проводят без матери и дальше отходят от нее, чем в первом (рис. 201). Если учесть показатели частоты пресеченных матерью попыток детеныша и показатели инициативы детеныша в сохранении пространственной близости (ср. с табл. 2), то окажется, что это различие обусловлено большей свободой, которую мать предоставляет детенышу, когда она живет с ним в изоляции. Оказывается, у изолированных животных пространственная близость между матерью и детенышем поддерживается в значительной степени благодаря инициативе последнего, т. е. величина ($\%Ap - \%L$) положительна. Хотя детеныши чаще отходят от матери, число целых полуминутных интервалов, которые они проводят вдали от нее, меньше. Вполне вероятно, что это объясняется отсутствием сверстников. Отошедший от матери детеныш вскоре возвращается назад, потому что она является единственным доступным ему компаньоном.

У макак-резусов прямое влияние самца на развитие детеныша относительно невелико, однако его косвенное влияние сказывается во многих отношениях. Например, самец играет самую активную роль в защите группы, а кроме того, он улаживает ссоры между самками, зачастую преследуя и даже слегка покусывая зачинщиков.

Данные, приведенные в предыдущих разделах, отражают лишь небольшую часть того, что уже известно о развитии поведения

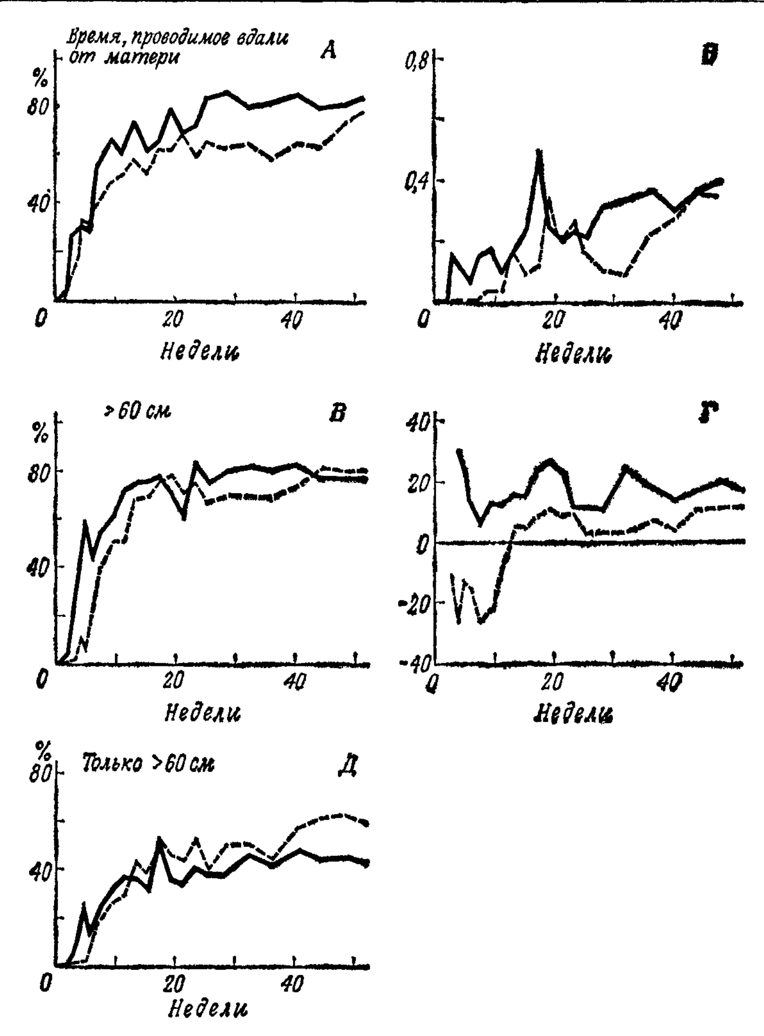


Рис. 201. Сравнение взаимоотношений между матерью и детенышем, живущими в изоляции и в группе с другими особями [1071].

А. Число полуминутных интервалов, в которые детеныши находились отдельно от матерей, выраженное в процентах от числа интервалов, в которые велись наблюдения. *Б*. Отношение числа случаев, в которых попытки детеныша добраться до соска матери пресекались матерью, к общему числу случаев, когда детеныш делал такие попытки или когда мать сама брала его на руки. *В*. Число полуминутных интервалов, в которые детеныши удалялись на расстояние более 60 см от матерей, выраженное в процентах от числа интервалов, в которые велись наблюдения. *Г*. Разность между процентом приближений (с расстояния более 60 см на расстояние менее 60 см), которые обусловлены передвижениями детенышей, и процентом удалений (с расстояния менее 60 см на расстояние более 60 см), связанных с передвижениями детенышей. *Д*. Число полуминутных интервалов, которые детеныши целиком проводили на расстоянии более 60 см от своих матерей, выраженное в процентах от числа случаев, когда они находились отдельно от матери. Показаны только средние значения. Сплошные кривые — пары, живущие в изоляции; прерывистые кривые — пары, живущие в группах.

у макак-резусов, не говоря уж об остальных приматах. Однако они показывают, что развитие зависит от сложных и непрерывных взаимодействий между детенышем, матерью, другими членами группы и различными факторами окружающей среды. К моменту родов или вскоре после них самка уже обладает целым репертуаром элементов материнского поведения, которые тесно переплетаются с основными рефлекторными реакциями детеныша и зависят от них. Благодаря связям с окружающей средой развиваются способности детеныша к восприятию и манипуляции и его двигательные реакции. По мере того как детеныш растет, его требования к матери все увеличиваются, он все больше мешает ей удовлетворять свои нужды. Забота и внимание, уделяемые матерью новорожденному, постепенно уменьшаются, хотя мать и продолжает опекать его. Характер связей между матерью и детенышем изменяется, и мать становится все более снисходительной к стремлению детеныша к независимости и даже способствует достижению этой независимости. Сверстники привлекают к себе детеныша, заставляя его удаляться от матери, и их влияние, а также «материнские» реакции со стороны старших членов группы оказывают заметное действие на взаимоотношения между матерью и детенышем. При нормальной последовательности событий связь между ними ослабляется постепенно, но внезапное изменение этой последовательности, вызванное, например, временной разлукой, может привести к изменениям (частично даже необратимым) нормального процесса развития. Данные, полученные при изучении других высших приматов, можно найти в обзоре Хайнда [1066].

26.4. ВЫВОДЫ

Развитие поведения происходит в условиях непрерывного взаимодействия между изменяющимся организмом и изменяющейся средой. Чтобы понять, как протекает процесс развития, нужно изучить отдельные факторы, участвующие в этих взаимодействиях. Данные, полученные при исследовании развития репродуктивного поведения у самок канарейки, развития поведения у котят и детенышей макак-резусов, иллюстрируют природу взаимодействий, связанных с развитием поведения.

Часть IV

ЭВОЛЮЦИЯ

ГЛАВА 27

ЭВОЛЮЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ

Повышение интереса к поведению животных, наблюдавшееся к концу прошлого века, в немалой степени было связано с теорией эволюции путем естественного отбора. Дарвинизм сразу же поставил такие вопросы, как: являются ли различия в поведении животных разных видов, и в частности животных и человека, качественными или только количественными? В какой мере принципы, объясняющие поведение человека, приложимы к животным и наоборот? Для того чтобы ответить на эти вопросы, необходимо было получить дальнейшие сведения о причинности поведения и его развитии, а это в свою очередь поставило проблемы, которые до сих пор занимают главное место в психологических исследованиях. Однако попытки точно определить сходство и различия поведенческих возможностей животных продолжаются, и число работ в этой области за последнее время резко возросло [2139].

Эти исследования касаются главным образом процессов макроэволюции, поскольку возможности близких видов различаются мало; сравнения проводятся в основном на более высоком таксономическом уровне. Исследование микроэволюции и поведения было сосредоточено вокруг несколько иных вопросов, которые, однако, также вытекают из теории эволюции путем естественного отбора: можно ли использовать поведенческие признаки для установления

таксономического родства видов или как именно изменялись эти признаки в процессе эволюции? Вопросы эти были сформулированы Хейнротом и Уитменом еще в начале XX в. и активно изучались в последнее время Лоренцем, Тинбергеном и их последователями.

Если поведение развивается под влиянием естественного отбора, то различия в поведении близких видов могут иметь значение для выживания. Почему общественный образ жизни для одних видов оказался выгодным, а для других — нет? Почему у двух близких видов поведение ухаживания, во всяком случае на первый взгляд, резко различно? Связанная с этими вопросами проблема адаптивности поведения долгое время служила предметом умозрительных построений и лишь недавно подверглась экспериментальному анализу. Другие проблемы касаются роли поведения в эволюции, например какова роль поведения в процессе видообразования и как возникают между популяциями различия в поведении, важные для видообразования.

Для полного понимания поведения этот круг проблем не менее важен, чем вопросы непосредственной причинности и развития поведения, рассматривавшиеся до сих пор. В этой главе мы лишь в общих чертах обрисуем указанные проблемы и покажем их взаимосвязь с вопросами, рассмотренными выше.

27.1. КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ФИЛОГЕНЕЗА

Совершенно очевидно, что животные, различающиеся по уровню сложности и типу структурной организации, обладают и соответствующими различиями в поведении. Однако точно охарактеризовать природу этих различий — задача весьма трудная. С эволюционной точки зрения внимание следует сосредоточить на том, как каждый отдельный вид в целом функционирует в той среде, в которой он обитает; однако из практических соображений сравнение приходится ограничить только определенными аспектами поведения. Кроме того, для того чтобы проводить сравнения тех или иных способностей животных, необходимо выработать стандартные и адекватные тесты; поскольку каждый вид приспособлен к вполне определенным условиям, один и тот же тест редко бывает одинаково пригоден для животных различных видов [2388]. Если даже на основании какого-либо теста создается впечатление, что у животных данного вида отсутствует та или иная способность, следует все же оценить, в какой мере отсутствие этой способности в природных условиях компенсируется развитием других.

Несмотря на эти затруднения, проблема различий в поведении имеет большое значение, поскольку исследователи стремятся к обобщениям. О различиях в организации поведения на разных уровнях филогенеза необходимо знать не только для того, чтобы определять

границы применимости этих обобщений, но также и для выбора языка, на котором они должны быть сформулированы [2137].

В качестве примера можно привести эволюцию способностей к обучению. Эта проблема представляет особый интерес, хотя сравнение животных, стоящих на разных ступенях филогенетической лестницы, сопряжено с множеством трудностей. Лишь немногие тесты одинаково пригодны для широкого диапазона видов, поскольку различия в результатах могут быть вызваны различиями в восприятии, в сенсорных или в двигательных функциях, а не в самой способности к обучению. Трудности, связанные с подбором одинаковых уровней мотивации и подкрепления, возникающие даже при сравнении животных одного и того же вида, но разного возраста (см. разд. 23.1), становятся почти непреодолимыми, когда сравниваются различные виды. Кроме того, различны и сами процессы обучения, так что одну и ту же задачу разные виды могут решать по-разному.

Можно, однако, привести несколько задач по обучению, которые применялись для широкого диапазона видов. Привыкание (см. разд. 24.2) к раздражителям, не вызывающим существенных для организма последствий, обнаружено у представителей всех типов и по своим общим признакам, во всяком случае на первый взгляд, сходно на всех уровнях филогенеза. Но поскольку сложные процессы, лежащие в основе привыкания у млекопитающих (см. разд. 6.4), из других групп обнаружены пока только у птиц, возможно (и даже весьма вероятно), что на разных филогенетических уровнях эти процессы различны. Прежде чем можно будет ответить на этот вопрос окончательно, необходим подробный анализ привыкания у широкого диапазона видов.

Эксперименты по выработке классических условных рефлексов, проведенные на самых разнообразных видах, на первый взгляд, говорят о незначительных различиях в скорости вырабатывания их у разных видов (см., например, [1977]). Однако, суммируя результаты экспериментов по обучению у целого ряда различных позвоночных, Воронин [2471] показал, что, хотя для формирования условного рефлекса, скажем, у серебряного карася и шимпанзе требуется приблизительно одинаковое число попыток, угашение и дифференцировка у более низкоорганизованных животных происходят медленнее. Проведенный Ворониным обзор определенно показал, что по одним проявлениям способности к обучению различные позвоночные сильно отличаются друг от друга, а по другим практически не отличаются; поэтому, прежде чем приступать к сравнению, необходимо провести тщательный анализ.

Опыты по обучению различению проводились на многих видах, но результаты, полученные даже на очень далеких видах, нередко довольно сходны. Это главным образом объясняется невозможностью уравнять задачи для разных видов по степени трудности. Животных, принадлежащих к разным типам, неоднократно испытывали также по способности к обучению в лабиринте. Уоррен [2500] в своем

обзоре ряда работ по обучению у беспозвоночных сравнил полученные в них кривые обучения и обнаружил, что скорость обучения и степень сложности решаемых задач возрастали в направлении от червей к муравьям. Аналогичное возрастание способностей к обучению наблюдается и у позвоночных, но «среди позвоночных только млекопитающие определенно превосходят муравьев по способности к обучению в лабиринте». Однако и в этом случае поверхностные сравнения могут направить по ложному пути. При более тщательном сравнении обучения в лабиринте у муравьев и крыс Шнейрла [2141] обнаружил между ними заметные качественные различия. Таким образом, прежде чем подобные сравнения можно будет считать достоверными, необходимо провести тщательный анализ процессов обучения.

Аналогичные трудности неизбежно возникают при любой попытке применить какой-либо стандартный метод для сравнения представителей ряда далеких друг от друга типов. Легче проводить сравнительные исследования в более ограниченном диапазоне, например среди одних млекопитающих, хотя даже и в этом случае стандартизация чрезвычайно затруднительна. Обычно в таких случаях изучают способности к решению более сложных задач, чем упомянутые в предшествующих разделах; при этом скорее удается выявить различия, а стандартизация раздражителей и реакций играет менее важную роль. Например, вместо того чтобы обучать животное реагировать на один объект и не реагировать на другой, можно обучить его выбирать из трех объектов тот, который отличается от двух других (см., например, [2304]).

Полезным в этом случае может оказаться и метод переделки условных реакций: животное обучают различению, пока не будет достигнут определенный критерий, а затем меняют значения условных сигналов на противоположные и измеряют время, необходимое для переучивания. Раялакшми и Дживес [1970] оценивали поведение в этой задаче следующим образом:

$$\text{Показатель переделки} = \frac{\text{Пробы (или ошибки) при переделке}}{\text{Пробы (или ошибки) при первоначальном обучении}}$$

Они утверждали, что показатель переделки относительно независим от сложности предъявляемой задачи, но изменяется в зависимости от ее природы, например от того, ставилось ли целью выработать различение формы раздражителя или его положения. Эти авторы обнаружили также, что у всех исследованных видов (крысы, кошки, обезьяны, человек) показатель переделки с возрастом уменьшается. При сравнении данных для животных одного уровня зрелости оказалось, что этот показатель убывает в направлении от крысы (2,77—3,31) к человеку (0,32) [1970]. Однако реальная ценность этого показателя сомнительна. Уоррен [2504], работая с кошками и обезьянами, не обнаружил каких-либо закономерных изменений показателя переделки в зависимости от возраста животных, их вида,

участия в аналогичных экспериментах в прошлом, трудности задачи и т. п.; значения этого показателя для одних и тех же особей, полученные на разных установках, не коррелировали между собой. Значение показателя переделки зависит также от числа ошибок при первоначальном обучении. Шелдон [2199] указывает также, что число проб при первоначальном обучении не вполне точно отражает трудность задачи: например, животное сначала может реагировать на побочные аспекты обстановки эксперимента, а это приводит к заниженному значению показателя переделки. Таким образом, к межвидовым сравнениям следует подходить с большой осторожностью.

Другой метод состоит в том, чтобы оценить, как обучение животного одной задаче влияет на скорость его обучения другой задаче, связанной с первой. Если способность к такому переносу не зависит от сложности отдельных задач, этот подход может служить основой для межвидовых сравнений, до определенной степени не зависящих от частных задач. Улучшение решения задач при последовательных переделках (см. выше) у некоторых видов позволяет предполагать, что снижение ошибок при последующих переделках происходит тем быстрее, чем выше филогенетический уровень животного (см., например, [407, 826, 2286, 2503]). Однако результаты этих межвидовых сравнений нельзя считать бесспорными, так как используемые методы недостаточно стандартизованы [2199].

Более перспективным представляется метод оценки способности к формированию «установки обучения». Например, животному шесть раз предъявляют одну и ту же пару объектов, которые оно должно научиться различать. Независимо от результатов, полученных в этой серии испытаний, шесть раз подряд предъявляют следующую пару и т. д., пока не будет испытано несколько сот пар объектов. В первых испытаниях при предъявлении каждой пары объектов результаты подчиняются только закону случая, и правильный выбор составляет в среднем 50%. На ранних этапах обучения результаты при вторых предъявлениях в каждой серии незначительно лучше результатов при первых предъявлениях. Однако в последующих сериях результаты при вторых предъявлениях постепенно улучшаются, и после проведения 200—300 серий испытаний правильный выбор при вторых предъявлениях в каждой серии может достигать у макак-резусов 80—90%. Если улучшение выбора в последующих задачах не зависит от обучения решению каждой задачи, степень улучшения при вторых предъявлениях можно использовать для межвидовых сравнений. Так, у саймири и различных мартышек улучшение происходит значительно медленнее, чем у макак-резусов (рис. 202 [922]). При сравнении с другими млекопитающими следует помнить об адекватности условий проведения испытаний, но, во всяком случае, у крыс, кошек и енотов результаты значительно хуже, чем у приматов [1389]. Результаты, полученные на голубях и цыплятах, сравнимы с результатами на кошках [1935, 2668].

Хотя вопрос о независимости результатов формирования установки обучения от сложности отдельных задач остается открытым [2199], эксперименты по установке обучения являются одним из наиболее приемлемых источников информации о различиях в способности к обучению между приматами и другими млекопитающими (см., например, [2502]).

Конечно, эти эксперименты — не единственный метод, позволяющий сравнивать способности к обучению, однако они достаточно убедительно показывают, что прямое сравнение кривых обучения, не сопровождаемое анализом всего этого процесса, имеет ограниченную ценность; это стало ясно главным образом благодаря работам

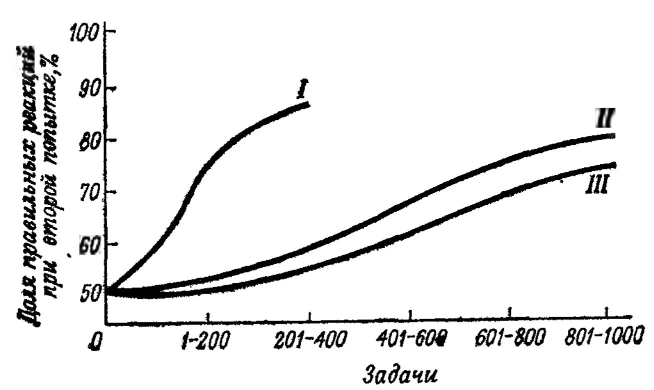


Рис. 202. Обучение у макак-резусов *(I)*, саймири *(II)* и мартышек *(III)* [1730].

Шнейрлы (см., например, [2137]) и Биттермана (см., например, [269]). Биттерман обнаружил, что, в то время как у крыс угашение реакций, которым они обучаются при постоянном подкреплении, происходит гораздо быстрее, чем угашение реакций, выработанных при частичном подкреплении (при выравненном для обоих случаев числе испытаний), у некоторых рыб этого не наблюдается. Это заставило его и других авторов исследовать факторы, определяющие ход угашения, и таким образом облегчить сравнения между видами ([814, 815] и приведенная в этих работах литература). Обстоятельный обзор и оценку многих методов, применяемых для сравнения способности к обучению у разных видов, дал Шелдон ([2199]; см. также [2531], стр. 168).

Если при сравнительном исследовании обучения отказаться от точной количественной оценки межвидовых различий, то можно довольно глубоко проникнуть в проблему, сравнивая не скорость обучения тем или иным задачам, а скорее диапазон задач, которые животные могут решать, и природу совершаемых при этом ошибок. Для этого можно, например, методы Пиаже [1929, 1930], разрабо-

танные для изучения процесса онтогенеза, применить для исследований филогенетических различий. Впрочем, какие бы методы ни использовались, результаты испытаний всегда следует связывать с экологией рассматриваемых видов. Пример такого рода приводит Вайнс (см., например, [2464]), исследовавшая способность воробьиных птиц подтягивать корм, подвешенный на шнурке; оказалось, что и приемы, используемые птицами, и успех, которого они достигали, зависели от того, в какой мере эти виды в природных условиях используют лапы для удерживания корма (см. разд. 19.3). Другим примером служат исследования Джолли [1275, 1276], посвященные обучению у низших обезьян. Исследованные ею виды по манере обращения с предметами распадались на три группы: одни долго следили за предметом, а затем ударяли по нему рукой; другие меньше наблюдали и сравнительно больше манипулировали с предметом; третьи часто и быстро посматривали на предмет и часто манипулировали с ним. Джолли считает, что такие различия могут быть связаны с экологией вида. «Животные, пища которых может взлететь, должны пристально наблюдать за ней, выжидая благоприятного момента, чтобы нанести точный удар. Животные, пища которых висит на ветках, будут, естественно, стараться ухватить ее, а не бить по ней лапой, так как при этом она может упасть на землю. Таким образом, межвидовые различия, касающиеся наблюдения, ориентации и манипуляции, непосредственно связаны с особенностями биологии питания». К аналогичным выводам можно прийти, сравнивая способность решать задачи на отсроченные реакции у саймири *(Saimiri sciureus)* и лисьей белки *(Sciurus niger)*. У белок эти способности оказались выше, чем у саймири, но это можно объяснить тем, что их тело оставалось повернутым в сторону пищи, служившей приманкой, в течение всей отсрочки [1347].

При сравнении представителей разных групп следует, конечно, учитывать множество других характеристик поведения помимо способности к обучению. Сенсорные и перцептивные возможности, механизмы мотивации и двигательные навыки — все это следует проанализировать в связи со структурой ЦНС и сравнить в широком диапазоне видов. Некоторые различия в сенсорных и перцептивных механизмах между видами и более крупными группами обсуждались в гл. 4—6. Ряд исследователей связывал межвидовые различия механизмов мотивации со структурой ЦНС; например, Бич [184] исследовал роль больших полушарий и предшествующего полового опыта в брачном поведении млекопитающих, а Вюншман [2648] изучал зависимость между сложностью организации ЦНС и развитием исследовательского поведения. Связь между двигательными навыками и строением мозга обсуждается Пэйллардом [1887]: у травоядных млекопитающих губы и все мышцы, участвующие в схватывании пищи, имеют относительно обширное корковое представительство, а передние конечности представлены в коре слабо, тогда

как у кошек и в еще большей степени у обезьян область коры, связанная с передними конечностями, значительно возрастает. Лишь сочетая такие исследования с изучением способностей к обучению, можно будет по-настоящему понять роль эволюции в становлении сложных форм поведения и различий между ними.

27.2. ПОВЕДЕНИЕ КАК ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

Сравнение какого-либо типа поведения у далеких друг от друга видов может дать представление о диапазоне его эволюции, но мало что скажет о ходе его развития. Каким образом можно исследовать незначительные изменения поведения, которые должны были сопровождать постепенную эволюцию видов? В этом отношении этолог находится в худших условиях, нежели морфолог, поскольку он не располагает палеонтологическими данными, а онтогенетические данные до сих пор не принесли большой пользы. Таким образом, ему остается один лишь сравнительный метод. Этот метод связан прежде всего с созданием гипотез о филогенетических взаимоотношениях между таксономическими группами (видами, родами и более крупными систематическими категориями) на основании сравнения большого числа признаков. Такие гипотезы тем более надежны, чем многочисленнее и разнообразнее сравниваемые признаки; поэтому наиболее разумно рассматривать результаты морфологических, физиологических, биохимических и поведенческих исследований совместно [1]. После того как эволюционные связи между таксономическими группами установлены с определенной степенью достоверности, можно формулировать гипотезы об эволюции самих признаков.

Когда исследователя поведения интересуют группы, связи между которыми уже хорошо установлены по другим данным, этот первый шаг не обязателен, и, сравнивая поведенческие признаки, можно непосредственно выдвигать гипотезы об их эволюции. В тех же случаях, когда результаты исследования поведения не согласуются с уже принятой классификацией, вторичное исследование всех признаков может привести к пересмотру систематического положения группы. Таким образом, мы прежде всего должны рассмотреть использование поведенческих признаков для установления филогенетических взаимоотношений [1562, 1566].

Главное условие — выбрать те признаки, которые достаточно постоянны в пределах данной группы, но заметно варьируют между разными группами. Например, все виды рода *Parus* (большинство синиц и гаичек) гнездятся в дуплах и для постройки гнезда исполь-

---

[1] При подобном сравнительном изучении выявляется степень сходства между современными формами. Его можно рассматривать как показатель их филогенетического родства только в том случае, если допустить, что дивергенция разных видов происходила примерно с одинаковой скоростью. Это допущение в некоторых случаях оказалось неверным [2223], однако в большинстве случаев это единственное возможное допущение.

зуют мох; в этом отношении они отличаются от других родов, обычно включаемых в семейство Paridae. Таким образом, эти признаки можно рассматривать как родовые, но они вряд ли помогут пролить свет на отношения внутри рода. Для выяснения связей на уровне видов наиболее полезными признаками служат стереотипные действия (см. разд. 3.2). Их можно непосредственно наблюдать, можно регистрировать на кинопленку, а их развитие обычно достаточно устойчиво к внешним влияниям. В самом деле, стереотипные действия могут быть столь же характерными признаками вида, как и любые морфологические признаки. Среди детальных исследований, в которых использовался этот прием, можно назвать работы Хейнрота [989] и Лоренца [1565] на гусях и утках; Уитмена [2570] на голубях; Тинбергена [2393] на чайках; Крейна [475, 476] на пауках и богомолах; Берендса и Берендс ван Роон [106] на цихлидовых рыбах, а также Якобса [1236] и Фабера (например, [674]) на саранче.

Какие бы признаки ни были выбраны, необходимо убедиться, что различия между видами (или другими таксономическими группами) по этим признакам не зависят от внешних факторов. В принципе этого можно достигнуть, выращивая представителей разных таксономических групп в одинаковых условиях: если различия при этом сохраняются, то, следовательно, они в своей основе генетического происхождения (см. стр. 459). На практике такая процедура не всегда возможна, и приходится довольствоваться косвенными данными. Как отмечалось в гл. 18, утверждение, что различия имеют в конечном счете генетическую природу, не означает, что развитие признаков не подвержено влиянию внешних воздействий.

Необходимо также выяснить, до какой степени сходство признаков может быть результатом независимой эволюции, связанной с одинаковой функцией (конвергентная эволюция), и в какой степени различия можно объяснить отбором, способствующим дивергенции признаков. Ряд примеров таких признаков, создающих ложное представление о филогенетическом родстве, приведен в гл. 28.

Выбрав признаки и установив, что межгрупповые различия между ними определяются генетически, можно затем использовать их непосредственно как таксономические признаки (критерий наличия — отсутствия). Примером может служить проведенное Лоренцем [1565] исследование на гусях и утках. На рис. 203 вертикальными линиями обозначены виды, а горизонтальными — признаки. Некоторые признаки, например односложный писк птенца, оставшегося без родителей *(15)*, свойственны всем членам группы. Другие, как, например, «смещенное» встряхивание, используемое как одна из форм демонстрационного поведения *(23)*, встречаются почти у всех видов уток, но не встречаются у гусей; ряд других признаков наблюдается только в отдельных группах утиных. В некоторых случаях неожиданное наличие или отсутствие признаков у тех или иных видов приводит к пересмотру их систематического положения (см. также [1272]).

Наличие или отсутствие признака может также иметь значение при сравнивании достаточно близких видов. Вращательные движения (рис. 131), столь характерные для поведения ухаживания у щегла (*Carduelis carduelis*), в различной степени наблюдаются и у других видов этого подсемейства, проявляясь у некоторых только в виде случайных незавершенных движений [1047].

В других случаях вариации особенностей какого-либо движения полезны для сравнения таксономических единиц. Передвигаясь среди листвы, воробьиные птицы характерным образом помахивают хвостом. Эти движения различаются по степени, по смещению в стороны и по вертикальной амплитуде. Хотя один из типов помахивания хвостом развился у ряда насекомоядных птиц, кормящихся на земле, характер этих движений в целом оказался очень консервативным признаком в пределах каждого семейства, и они были использованы как для установления принадлежности некоторых родов к тому или иному семейству, так и для выявления связей между семействами. Это показано в табл. 3 ([48]; см. также [1226]). Виклер [2575—2577] широко применял аналогичный метод в своих исследованиях движений плавников у рыб, а также стереотипов движения и других стереотипов у птиц; в его работах рассмотрено большое число видов, причем характер движения рассматривается в связи с анатомическими признаками животного (см. также [324, 2220]).

Таблица 3

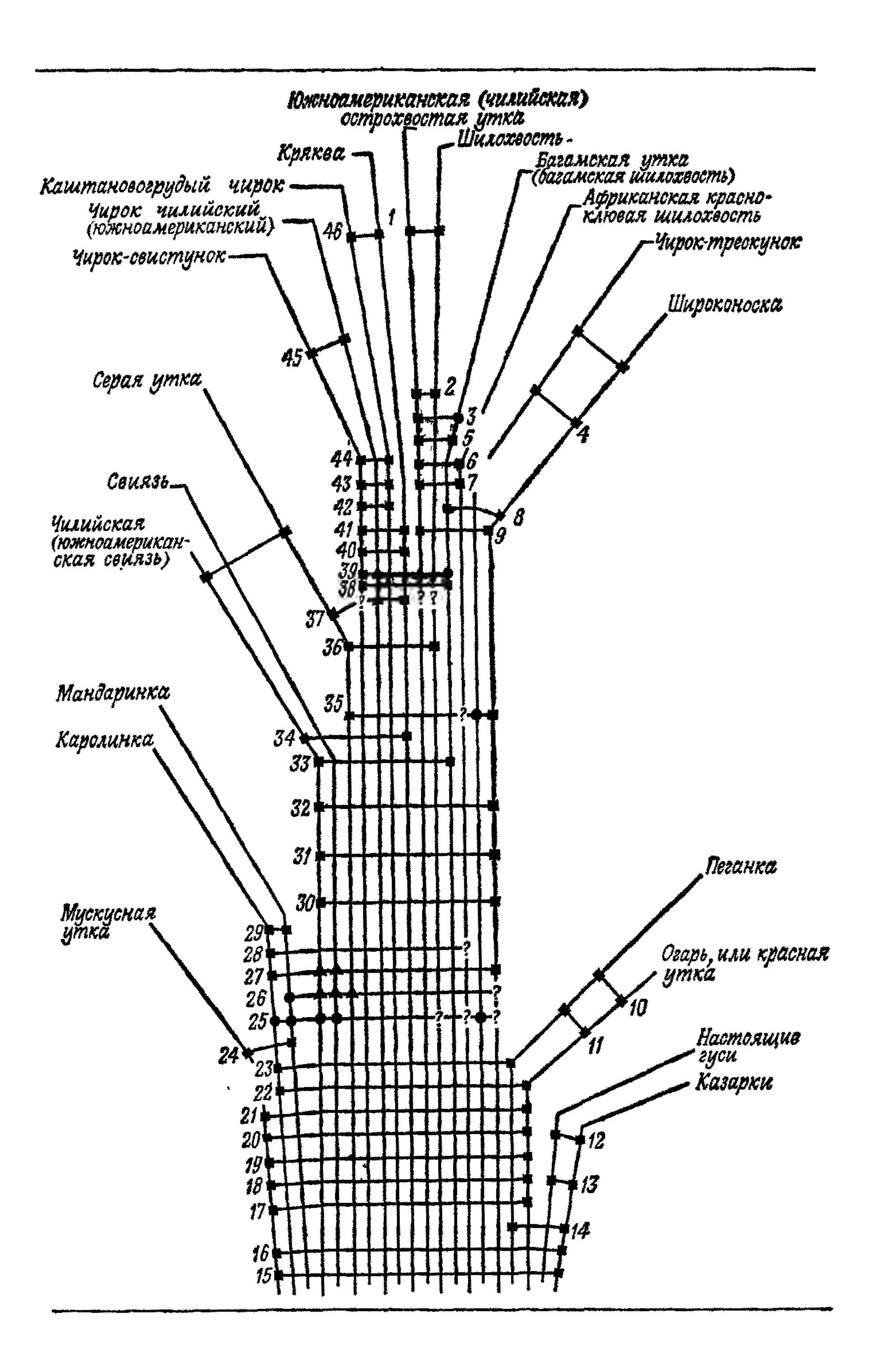
ОСОБЕННОСТИ ПОМАХИВАНИЯ ХВОСТОМ У НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ И ПОДСЕМЕЙСТВ ВОРОБЬИНЫХ, ИМЕЮЩИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

[48]

Группа	Вертикальная амплитуда	Размах	Внутреннее смещение	Тип [1])
Кардиналовые	Большая	Большой		Н — В (переменный)
Овсянковые	»	»	Малое	В — Н
Ткачиковые (за исключением астрильдовых)	Малая	Малый	»	Н — В (переменный из-за малого размера)
Астрильдовые	»	»	Большое	Переменный из-за малого размера
Щеглы	Большая	»	Малое	Н — В

[1]) Н — В — хвост движется сначала вниз, а затем вверх; В — Н — обратная последовательность.

Хотя среди поведенческих признаков наиболее полезными для систематики оказались стереотипные действия, иногда оказываются ценными и другие аспекты поведения. Например, Шутц [2160] обнаружил, что реакция страха, вызываемая у рыб экстрактом из



Южноамериканская (чилийская) острохвостая утка
Шилохвость
Кряква
Багамская утка (багамская шилохвость)
Каштановогрудый чирок
Африканская красноклювая шилохвость
Чирок чилийский (южноамериканский)
Чирок-трескунок
Чирок-свистунок
Широконоска
Серая утка
Свиязь
Чилийская (южноамериканская свиязь)
Мандаринка
Каролинка
Пеганка
Мускусная утка
Огарь, или красная утка
Настоящие гуси
Казарки

кожи другой особи, не вполне видоспецифична: эффективность воздействия каких-либо веществ из особей одного вида на поведение рыб другого вида зависит от степени их филогенетического родства. Шутцу удалось при помощи этой реакции получить данные о систематическом положении некоторых видов рыб семейства карповых (см. также [1925]).

Практически, конечно, систематическое положение никогда не оценивается на основании лишь какого-либо одного признака. Важно проводить сравнение по многим различным признакам — морфологическим, физиологическим, поведенческим. Когда полученные из разных источников данные противоречивы, необходимо оценить их относительное значение (см., например, [701]), но в настоящее время роль поведенческих признаков уже не вызывает сомнений (см., например, [494, 1571]), и в некоторых случаях именно они дают первые указания о таксономической самостоятельности [2395].

27.3. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ ЭВОЛЮЦИИ ДЕМОНСТРАЦИЙ У ПТИЦ

После того как филогенетические связи между таксономическими группами достаточно хорошо установлены, сравнение поведенческих признаков может дать сведения о процессе их эволюции. Здесь также особенно плодотворным оказалось исследование стереотипных действий.

Сначала следует выявить формальное сходство между стереотипными действиями у представителей различных, но близких

Рис. 203. Использование поведенческих характеристик в таксономии на примере анализа Лоренцем [1565] группы Anatidae.

Вертикальные и наклонные линии — виды и роды; каждая горизонтальная линия — поведенческий признак, имеющийся у вида, линию которого она пересекает; место перекреста — признак отсутствует; кружок — сильная дифференциация признака.

1 — крик «гии» шилохвости, *2* — удлиненные средние перья хвоста; *3* — крик «ррр» возбужденной самки; *4* — голубые кроющие перья крыла; *5* — приподнимание передней части туловища при возбуждении; *6* — отчетливо клинообразный хвост; *7* — пятнышки на боковой поверхности клюва; *8* — отсутствие свиста у селезней; *9* — ланцетовидные плечевые перья селезня; *10* — кроющие перья крыла белые, зеркальце зеленое, внутренние второстепенные перья красные; *11* — у подросших птенцов черно-белые пятна; *12* — многосложные крики подросших птенцов при контакте; *13* — подросшие птенцы окрашены однотонно; *14* — опускание шеи как демонстрация перед спариванием; *15* — односложный писк потерявшегося птенца; *16* — «смещенное» питье как сигнал мира; *17* — резонатор в трахее самца; *18* — окраска пухового птенца, сходная с окраской настоящих уток; *19* — зеркальце на второстепенных перьях крыла; *20* — клюв с пластинами, служащими ситом; *21* — писк птенца при контакте (двусложный); *22*—«подстрекающая» церемония у самки; *23*—«смещенное» встряхивание как демонстрация; *24* — начальные движения «нацеливания» головой в демонстрации перед спариванием; *25* — «смещенная» чистка второстепенных перьев крыла самца; *26* — «групповая» демонстрация у селезней; *27*—звуки «бэрп»; *28*—«подстрекающее» движение — поворот головы назад «через плечо»; *29* — окраска перьев, заметная при «смещенной» чистке; *30* — предварительное встряхивание; *31* — «раскачивание» перед спариванием; *32* — снижающийся по громкости крик самки; *33* — свист селезня; *34* — поднимание «подбородка»; *35* — поворот головы — затылком к самке; *36* — свист с «ворчанием»; *37* — движение «вверх-вниз»; *38* — демонстрация после спаривания с движением головы затылком назад; *39* — поза «голова вверх — хвост вверх»; *40* — окраска зеркальца, одинаковая у обоих полов; *41* — движение головы затылком назад; *42* — зеркальце черно-зеленого цвета; *43* — движение головой «затылком назад» как самостоятельное движение; *44* — двусложный крик чирка в сочетании со звуком «бэрп»; *45* — крик чирка без звука «бэрп»; *46* — кивки при плавании у самок.

систематических групп (обычно видов). Если на основании других признаков принято считать эти виды близкородственными, а конвергенцию (см. разд. 28.1) можно исключить, то такое сходство позволяет предполагать общее в эволюционном отношении происхождение изучаемых действий.

После того как принципиальное сходство между движениями у различных видов установлено, можно перейти к следующей стадии — к описанию мелких различий между ними. Если эти различия генетически детерминированы, можно выдвинуть гипотезу о том, какой из вариантов появился на более ранних этапах филогенеза. Для этого можно использовать дополнительные данные, например данные о распределении различных вариантов движений среди рассматриваемых видов, а также об их причинных основах и функциях. Получив некоторое представление о том, какой из вариантов признака «старше» в филогенетическом отношении, можно, сравнивая этот вариант с другими движениями животных того же или других видов, строить предположения об его эволюционном происхождении. Конечно, при таких построениях существует опасность порочного круга, когда поведенческие признаки используют для оценки отношений между видами, а известные филогенетические отношения между видами кладут в основу гипотез об эволюции поведенческих признаков. Этой опасности можно избежать, используя как можно больше независимых источников данных об отношениях между видами.

Стереотипные движения, выполняемые птицами и рыбами во время ухаживания и при угрожающем поведении, дают богатый материал для изучения эволюции поведения, а значительное межвидовое разнообразие делает их особенно пригодными для сравнительных исследований. Эти демонстрации уже обсуждались подробно в гл. 16 и 17, где было показано, что они обычно связаны с определенной степенью амбивалентности. Демонстрации ухаживания, например, часто связаны с тенденциями к нападению, бегству и половому поведению по отношению к брачному партнеру. У близких видов отношения между этими тенденциями и компонентами демонстраций качественно сходны (см., например, [2297]).

Сравнительный анализ демонстрационных движений позволяет выделить три основных источника, из которых эволюционно развились демонстрации [500, 1078, 1562, 2389, 2393, 2394].

Начальные движения (движения намерения, Intention movements)

Этим понятием обозначают незавершенные или подготовительные движения, которые часто возникают на начальных стадиях активности (см. разд. 17.2). У многих птиц демонстрации ведут происхождение от таких начальных движений; например, все изображенные на рис. 204 демонстрации берут начало от толчка перед взлетом (рис. 143), хотя относительная интенсивность и координация ком-

понентов этого движения претерпели значительные изменения (о чем будет сказано ниже). Начальные движения клевания или нападения обычно служат источником элементов, из которых слагаются демонстрации угрозы; примером служит выпрямленная поза угрозы у серебристой чайки (см. рис. 133 и разд. 16.3). В других случаях демонстрационные движения могут возникать из начальных движений при чистке оперения, усаживании на гнёздо, самозащите, спаривании и многих других типах поведения (см., например, [52, 1226, 1423]). Как говорилось в гл. 17, во время конфликтных ситуаций движения, вызванные одним объектом, иногда перенаправляются на другой. Движения намерения такой перенаправленной активности также могут лежать в основе демонстраций (см., например, [1807]).

Смещенная активность

Как отмечалось выше (см. разд. 17.7), смещенная активность в причинном отношении разнородна, но эта категория полезна при исследовании эволюции демонстрационных движений. Сравнительные исследования показали, что многие демонстрационные движения берут начало не от тех стереотипов, которые связаны с основными конфликтными тенденциями, а от таких посторонних на первый взгляд форм активности, как чистка оперения, насиживание и т. д. Поскольку такие движения остаются незавершенными, этот тип активности перекрывается с начальными движениями. Наиболее тривиальными примерами такого рода у птиц служат чистка оперения и обтирание клюва, которые у некоторых видов развились в сложные демонстрации (например, у журавлей [1562]). Аналогичным образом у некоторых рыб движения, помогающие стряхивать наружных паразитов, стали элементом поведения ухаживания у самцов [700].

Вегетативные реакции

Многие демонстрации прямо или косвенно вытекают из вегетативных реакций; сюда можно отнести демонстрации, возникновение которых связано с сокращением мускулатуры, вызывающим поднятие шерсти или перьев, движениями при уринации или дефекации, а также с изменениями окраски отдельных участков кожи, вызванными сужением или расширением сосудов. Многие движения, например при чистке шерсти или оперения, отчасти являются реакциями на раздражители, связанные с активностью вегетативной нервной системы, и поэтому их также можно отнести к этой категории; ряд примеров у птиц рассмотрен Эндрю [45, 47] и Моррисом [1788].

Кроме того, некоторые демонстрации возникают из других демонстраций; например, боковые и горизонтальные движения при демонстрации ухаживания у вьюрка развиваются как у каждой отдельной особи, так, вероятно, и в процессе эволюции из горизон-

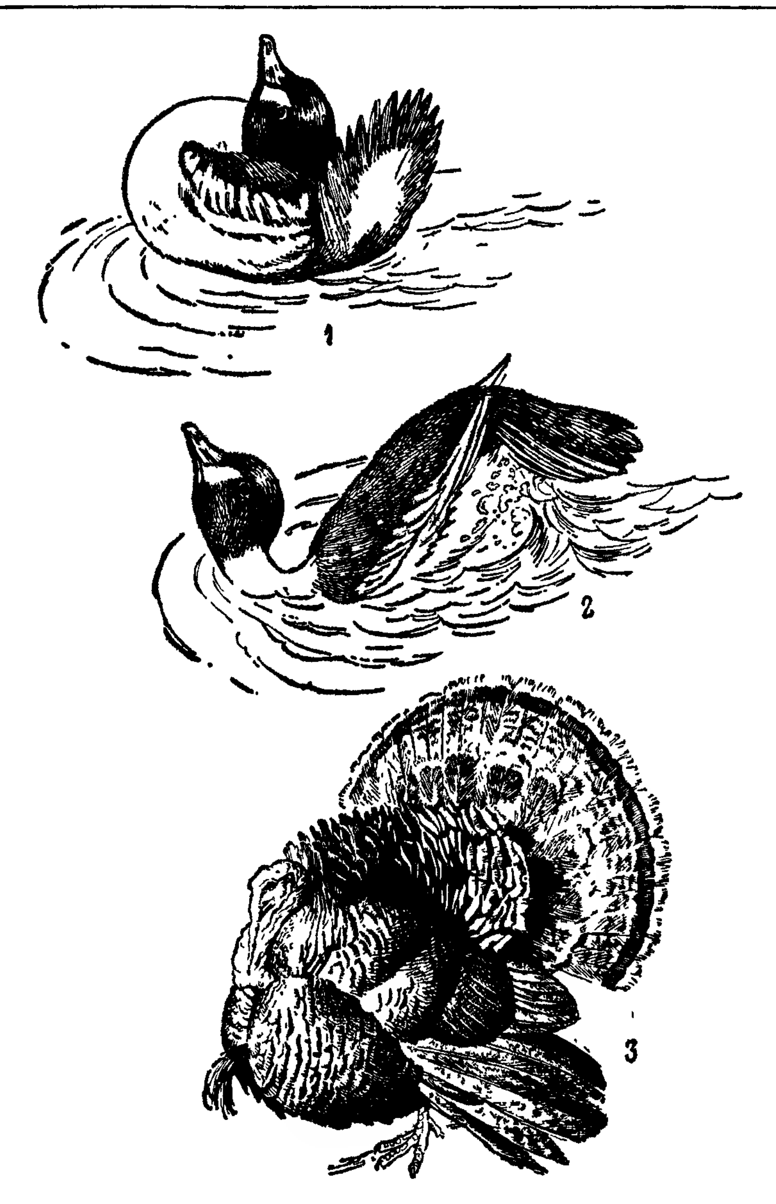
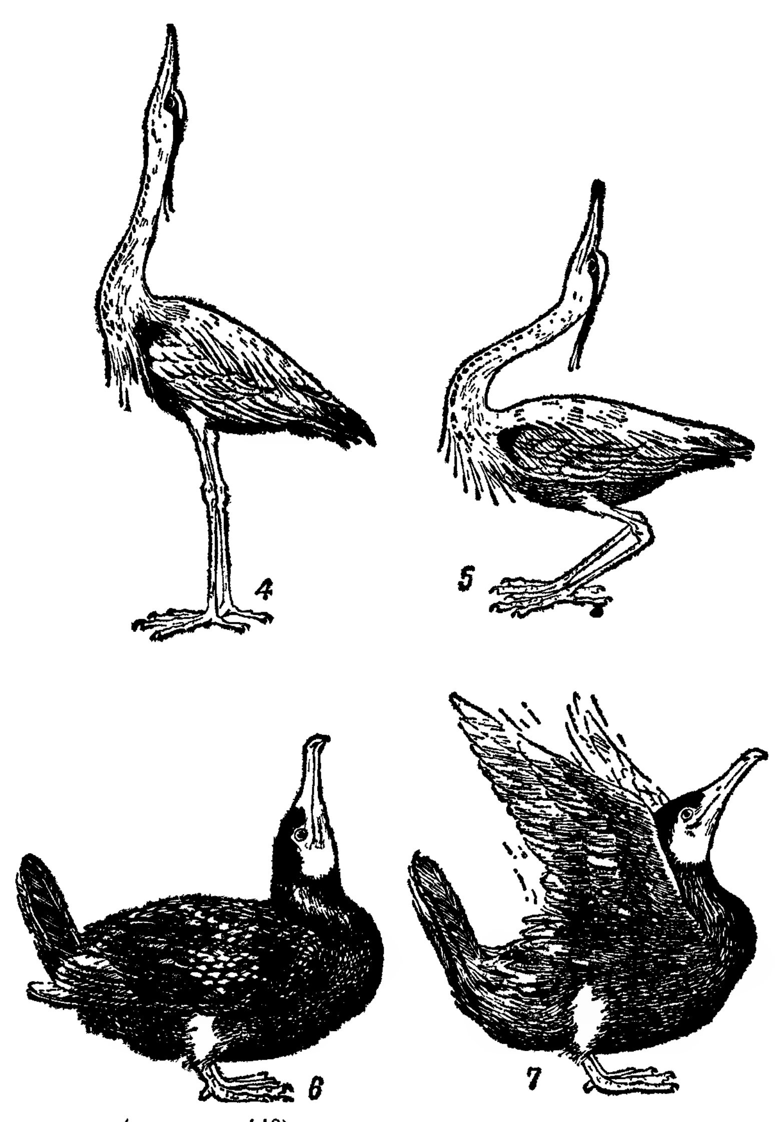


Рис. 204. Некоторые демонстрации у птиц, ведущие свое происхождение от

1 (сжимается) [2302] и *2* (расправляет тело) [241] — стадии демонстрации самца гоголя (*Bu-*
цапли (*Ardea cinerea*) [2459]; *6* и *7* — ритмичные хлопки крыльями у баклана (*Phalacrocorax*



«толчка вверх» (ср. с рис. 143).

cephala clangula); *3* — демонстрация у индюка [500]; *4* и *5* — две стадии демонстраций у серой *carbo*) [1390].

тальной позы угрозы «голова вперед» (см. рис. 128 и 129, а также разд. 16.2).

Сравнительные исследования эволюции сигнальных движений у млекопитающих немногочисленны, но в недавних работах по лошадям [2427] и приматам (см., например, [1062, 1128, 1129]) было показано, что многие из этих движений имеют аналогичное происхождение. Однако, как указывается в гл. 16, это вовсе не означает, что *все* сигнальные движения амбивалентны [55, 56].

Проследив эволюционное происхождение какого-либо движения, можно описать, каким изменениям оно подверглось в процессе эволюции. Эти изменения обычно ведут к усилению адаптивного значения данного движения для какой-либо специальной функции. Основная функция демонстрационных движений заключается в установлении общения с другими особями; поэтому они изменяются именно в этом направлении, хотя степень изменений и их характер могут ограничиваться другими факторами, как, например, стремление не выдавать своего присутствия.

Эти изменения обычно описывают под общим названием «ритуализации» [276, 673, 1642, 2389], относя сюда как изменения самих демонстрационных движений, так и развитие разного рода бросающихся в глаза структур, усиливающих эффект демонстрации. Эти два процесса обычно развиваются параллельно, так что эволюционное развитие бросающихся в глаза структур и соответствующих движений коррелирует между собой. Например, угрожающая поза «голова вверх» достигла наибольшего развития у синиц рода *Parus* с яркой окраской шейки и грудки (рис. 128, *А*). Кроме того, лазоревки *(Parus coeruleus)*, у которых поза «голова вверх» не особенно выразительна, во время драк за территорию часто принимают позу «голова вперед»: в отличие от многих других видов они могут по-особому распушать перышки на щечках, чтобы сделать их более заметными (рис. 128, *Б*; [1040, 2384]).

Помимо изменений формы и частоты отдельных движений, а также их относительного места во всей последовательности движений, может также изменяться соотношение движений с вызывающими их факторами. Одним из примеров служит развитие «типичной интенсивности» (см. разд. 17.4), когда форма или частота движений остаются постоянными при значительных колебаниях интенсивности вызывающих их факторов. Это также, несомненно, усиливает сигнальное значение движения, делая его более ясно выраженным. Для того чтобы «типичная интенсивность» была действенной, она должна быть видоспецифичной, хотя это может сопровождаться значительно большим уменьшением разнообразия демонстраций отдельных особей, чем это характерно для вида в целом.

При ритуализации происходят и другие изменения соотношений между движением и его причинными факторами. Иногда, например, гомологичные демонстрации у близких видов зависят от различной интенсивности соответствующих тенденций. Так, два близких вида

цихлидовых рыб (род *Tilapia*) различаются по соотношению между тенденцией к нападению и тенденцией к бегству в агонистических и половых демонстрациях [107]. По-видимому, для *T. nilotica* это соотношение выше, чем при гомологичной демонстрации у *T. mossambica*. Было высказано предположение, что основное различие между двумя видами заключается в более низком пороге агрессивности у *T. nilotica*. Сходные различия в поведении ухаживания наблюдаются у двух видов *Drosophila* [1641]. Некоторые различия в демонстрациях у самцов и самок, принадлежащих к одному и тому же виду, также можно объяснить пороговыми различиями (см. также [1608]).

Иногда разница в пороговых значениях приводит к тому, что гомологичные демонстрации у близких видов различаются по относительной частоте (см., например, [486, 1132]). Если такие изменения порога заходят достаточно далеко, это может привести к исчезновению демонстрации данного типа из репертуара одних видов, хотя у других близких видов она еще сохраняется. Например, демонстрация «вниз — вверх», обнаруженная у многих видов уток, отсутствует у шилохвости *(Anas acuta)* и у желтоклювой утки (*Nettion flavirostra*), хотя у межвидовых гибридов этих птиц она появляется снова [1569]. Аналогичным образом наблюдения над платипецилией *(Xiphophorus maculatus)* и близкими видами позволили предположить, что некоторые их движения во время демонстрации ухаживания являются редуцированными элементами движений, которые первоначально составляли единое движение ухаживания [735].

Хаас [890], исследовавший поведение шмелей, также показал, что исчезновение поведенческого стереотипа не подчиняется принципу «все или ничего». В стрессовых ситуациях шмели утрачивают видоспецифичные стереотипы и их поведение соответствует тому, которое характерно только для близких видов. Точно так же у кошек во время охоты, схватывания и умерщвления добычи иногда наблюдаются черты поведения, в филогенетическом отношении более древние [1517], если имеются какие-либо препятствия для выполнения видоспецифичного стереотипа.

Высказывалось также предположение, что в процессе эволюции могут происходить и более заметные мотивационные сдвиги, так что движением начинают управлять совершенно иные причинные факторы, нежели те, которые контролировали его первоначально. Хорошо известным примером служит ритуальное кормление у птиц во время ухаживания: приблизительно к началу откладки яиц и насиживания самки многих видов начинают выпрашивать корм у самцов, принимая при этом позу, характерную для птенцов, выпрашивающих пищу у родителей. Поскольку ритуальное кормление наблюдается лишь в довольно ограниченный период репродуктивного цикла, оно, вероятно, связано с каким-то весьма специфичным внутренним состоянием, которое к тому же отличается от состояния

выпрашивающего корм птенца. Другой пример: харацидовая рыба *Glandulocauda inequalis* выполняет вызывающие звуки движения, которые, по-видимому, развились из «рытья грунта» — движения, применяемого при кормлении ([1846]; см. также разд. 22.1).

Лоренц [1567, 1570, 1571] подчеркнул, что такого рода изменения характерны для многих демонстраций; например, у многих видов утиных смещенное питье и чистка оперения образуют стереотипную последовательность, в которой один из этих элементов всегда предшествует другому. Однако степень независимости одного элемента от другого в каждом частном случае определить трудно: между фрагментами поведения, которые на первый взгляд функционально совершенно не связаны друг с другом, могут существовать скрытые причинные зависимости. Так, у многих рыб наблюдается взаимодействие между некоторыми движениями при кормлении и при нападении: цихлидовая рыба *Pelmatochromis subocellatus* при нападении часто выполняет фильтрующие и роющие движения, а вероятность нападения снижается как в том случае, когда она кусает другую рыбу, так и при рытье грунта [981] (см. также [19]).

Хотя эти обобщения касаются главным образом движений, которые птицы и рыбы используют для общения между особями, сравнительный подход позволил пролить свет на возможный ход эволюции поведения в самых разнообразных ситуациях (обзор современных данных см., например, в [673, 1642, 2580]). Несмотря на то что в основном исследовались демонстрационные движения, таким же образом можно исследовать эволюцию «повседневных» видов активности [105], например движений, употребляемых насекомыми при чистке [1256]. Часто считают, что поведение млекопитающих пластичнее, чем поведение более низкоорганизованных форм, однако изучение эволюции их стереотипных действий представляет не меньший интерес. Например, исследуя движения, используемые для общения между особями, Хуфф [1129] изучил множество особенностей мимики у приматов: для ее эволюции и ритуализации характерны те же принципы, что и для движений более низкоорганизованных позвоночных (см. также [55, 1062]). Применив несколько иной подход к категориям демонстраций, определяемых по их происхождению от сходных функциональных категорий, Виклер [2579] привлек внимание к многочисленным демонстрациям млекопитающих (в том числе демонстрациям пениса у некоторых приматов и первобытного человека), ведущим происхождение от акта маркировки мочой. У млекопитающих, так же как и у более низкоорганизованных позвоночных, эффективность демонстрационных движений иногда усиливается развитием специальных структур, например рогов [778], а также ярко окрашенных участков кожи и волосяного покрова. Таким же путем можно изучать у млекопитающих эволюцию самых обычных видов активности; например, Занньер-Тэннер [2667] выбрал два простых движения (движения, при помощи которых животное ложится и встает на ноги) и проследил их эволюцию у ряда

парнокопытных (свиньи, коровы, олени и т. д.) и непарнокопытных (лошади и т. д.).

Хотя рассмотренные методы широко применяются при исследовании этих проблем, следует отметить, что их разнообразие так велико, что практически любые обобщения сводятся на нет. Приведем последний пример, иллюстрирующий это. У самцов цихлидовой рыбы *Haplochromis*, которая инкубирует икринки и вынашивает потомство в ротовой полости, у основания анального плавника имеются яркие оранжевые или желтые пятна, напоминающие икринки этого вида. Во время ухаживания эти пятна вызывают у самки реакцию подхватывания икринок и привлекают ее к самцу. Выметывая икру, самка подхватывает икринки ртом, прежде чем самец успеет их оплодотворить, но ее реакция на пятнышки около анального плавника самца приводит к тому, что она захватывает и молоки, так что оплодотворение происходит в ее ротовой полости [2578].

Возможно, что процесс ритуализации сопровождается такими изменениями реактивности, которые обеспечивают оптимальную реакцию реципиента на сигнал. Однако экспериментальных работ в этом направлении проведено мало.

27.4. ВЫВОДЫ

1. Животные различного филогенетического уровня заметно различаются по сложности поведения, но оценить эти различия весьма трудно. Приведены некоторые примеры исследования способности к обучению.

2. Поведенческие признаки можно использовать для уточнения систематики видов.

3. В тех случаях, когда филогенетические связи между видами установлены достаточно хорошо, можно строить гипотезы об эволюции поведенческих признаков. Обсуждается эволюционное происхождение движений демонстраций у птиц. В процессе эволюции эти демонстрации подверглись изменениям, направленным на усиление эффективности их сигнальных функций.

ГЛАВА 28

АДАПТИВНОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ И ЕГО РОЛЬ В ВИДООБРАЗОВАНИИ

28.1. АДАПТИВНОСТЬ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЙ

Поведение, которое мы наблюдаем,— всего лишь одна из нитей сложного сплетения причинно-следственных отношений. До сих пор мы старались проследить за их возникновением, исследуя либо непосредственные причинные факторы поведения, либо его развитие, а также те механизмы, которые его контролируют на протяжении жизни организма. Мы рассмотрели также данные об эволюции поведения, пытаясь тем самым связать его с еще более далеким прошлым. Однако для полного понимания поведения его следует рассматривать одновременно и как причину, и как результат, поскольку оно само порождает определенные последствия. Некоторые из этих последствий не представляют для нас особого интереса, и их можно рассматривать как побочный продукт активности. Другие оказывают воздействие на поведение особи, если она еще раз окажется в той же или аналогичной ситуации (см., например, гл. 13 и 24—26). Наконец, третьи оказывают влияние на вероятность выживания или размножения животных, поставляя таким образом материал для естественного отбора и, следовательно, сказываясь на их последующей эволюции. Так, если один вид ведет общественный образ жизни, а близкородственные ему виды — одиночный, если один гнездится в дуплах, а другой — нет, то последствия этих различий, вероятно, имеют существенное значение для естественного отбора. Поэтому мы должны задать себе вопрос о том, каковы последствия общественного образа жизни или гнездования в дуплах, дают ли эти факторы какое-либо преимущество и в чем именно. Как и в случае морфологических признаков, особый интерес представляют не сами признаки, а их различия у разных видов. Пожалуй, вопрос о том, каково селективное значение формы ноги животного или реакции клевания, представляет меньше интереса, чем вопрос, почему у особей данного вида только три пальца на ноге и почему они питаются насекомыми, тогда как у особей большинства близкородственных видов четыре пальца и пищей им служат семена. В самом деле, вопросы об адаптивности в большинстве случаев подразумевают сравнение, даже если прямо об этом не говорится. Вопрос: «Почему этот вид гнездится сообществами?» предполагает продолжение: «...в то время как другой вид ведет себя по-иному». Еще больший интерес представляет вопрос о последствиях внутривидовых различий, поскольку, он ведет к исследованию самого процесса эволюционных изменений. Имеют ли преимущества особи, гнездящиеся сообществами, перед

одиночными и почему? Мы не видим оснований, почему бы не задать аналогичные вопросы о селективном значении индивидуальных различий в способностях к обучению или в перцептивных возможностях, хотя к экспериментальному решению таких задач еще не приступали.

Вопросы о различиях предполагают одновременно вопросы о сходстве. Спрашивая, чем данная группа отличается от другой, мы подразумеваем также вопрос, чем члены данной группы сходны между собой. Но когда ставится вопрос о сходстве поведения сравнительно далеких видов (конвергенция), то в этом случае отличия в поведении этих видов от поведения их сородичей приобретают интерес.

Относительно медленные успехи в исследовании адаптивности поведения в очень большой мере объясняются тем, что сама проблема была четко сформулирована лишь недавно. Уяснению ее сути в большой степени способствовали работы Тинбергена и его коллег, которые занялись проблемами, прежде совершенно не привлекавшими внимания. Примером служит их исследование, посвященное очистке гнезд от яичной скорлупы у обыкновенных чаек *(Larus ridibundus)*. У некоторых видов чаек после вылупления птенцов взрослые птицы оставляют скорлупки в гнезде, а у других, например у обыкновенной чайки, собирают их и уносят на некоторое расстояние от гнезда. Эта деятельность занимает всего полминуты в год и кажется несущественной, тем не менее самый факт наличия ее у одних видов и отсутствия у других заставляет предполагать здесь адаптивность. Дальнейшие наблюдения показали, что у видов, гнездящихся на земле и не убирающих скорлупу, птенцы обычно покидают гнездо вскоре после вылупления (и наоборот), что еще раз свидетельствует об адаптивном значении этих различий и их связи с биологией вида. Кроме того, такое поведение имеет и определенные минусы, поскольку даже кратковременная отлучка родителей из гнезда для удаления скорлупок оставляет птенцов беззащитными против хищников. Однако если у подобного поведения имеются потенциальные недостатки, то, безусловно, должны существовать и уравновешивающие их достоинства.

Оказалось, что среди чаек и крачек убирают скорлупки взрослые особи тех видов, птенцы которых имеют покровительственную окраску, а не убирают у тех видов, птенцы которых достаточно заметны. Поскольку скорлупа вследствие белизны ее внутренней поверхности бросается в глаза, Тинберген предположил, что после ее удаления гнездо становится менее заметным.

Это предположение было проверено экспериментально. Подкладывая в колонию чаек яйца, окрашенные в разные цвета, удалось показать, что белые яйца хищники похищали гораздо чаще, чем яйца, имевшие естественную окраску. Таким образом, естественная покровительственная окраска яиц чайки имеет несомненные преимущества. Тинберген показал также, что преимущества, которые дает защитная окраска, уменьшаются, если положить рядом с яйцами

бросающиеся в глаза яичные скорлупки. В колонию подложили естественно окрашенные яйца чаек, причем рядом к одной половине из них подложили яичные скорлупки, а к другой — нет. В первом случае яйца гораздо чаще привлекали внимание хищников. Таким образом, есть достаточно веские основания предполагать, что удаление скорлупок выгодно, поскольку гнездо при этом становится менее заметным.

Между тем проблема этим далеко не исчерпывается. Оказалось, что у обыкновенных чаек скорлупки часто остаются в гнезде в течение 1—2 ч после вылупления птенца; в этом отношении этот вид гораздо более медлителен, чем другие гнездящиеся на земле виды. Тинберген объяснил это различие тем, что обыкновенные чайки сами иногда поедают еще не обсохших птенцов своих соседей по колонии, тогда как на обсохших птенцов они уже не нападают. Поэтому, вероятно, уборку гнезда выгодно отложить до тех пор, когда птенец уже не рискует в отсутствие родителя стать жертвой внутривидового хищничества. Это предположение еще нуждается в экспериментальной проверке, но оно показывает, что вопрос об адаптивности касается не только самого факта очистки гнезда, но также и всех особенностей этого процесса [2397, 2399, 2401].

Другой пример того, как экспериментальный подход к проблеме функции позволяет добиться быстрого успеха,— это территориальное поведение. Оно обнаружено у самых различных видов, как позвоночных, так и беспозвоночных [1779], однако до сих пор не ясно, действительно ли оно ограничивает плотность популяции [1434] и какова его истинная функция [1049, 2301]. Хотя ясно, что у разных видов функции территориального поведения различны, полевые наблюдения и сравнительные исследования не дали ответа на эти вопросы. Однако его можно получить, поставив соответствующие эксперименты. Один из наиболее простых полевых методов заключается в том, что с данного участка удаляют всех птиц определенного вида; оказывается, что после этого участок быстро заселяется вновь, а следовательно, территориальное поведение хозяев ограничивало плотность населения. Более тонкий подход применили Тинберген и его коллеги, исследуя поведение чаек. Обыкновенные чайки гнездятся колониями, но в каждой колонии гнезда рассредоточены. Сравнивая поведение чужака на территории, владелец которой был в это время обездвижен действием снотворного, с поведением того же чужака на территории, владелец которой отвечал на его присутствие нормальной реакцией, можно убедиться, что демонстрации владельца оказывают отпугивающее действие. Таким образом, территориальное поведение способствует рассредоточению гнезд, а это в свою очередь выполняет две функции: уменьшает число нападений на только что вылупившихся птенцов и яйца со стороны соседей и вместе с покровительственной окраской яиц снижает хищничество со стороны других видов [1903, 2397].

Ван ден Ассем [84] также экспериментально исследовал функцию территориальности, но уже в лабораторных условиях. Изучая брачное поведение трехиглой колюшки, особи которой были рассажены поодиночке и группами в аквариумы разных размеров, он показал, что территориальное поведение может ограничивать плотность популяции. Он показал также, что обладание адекватной территорией по-разному воздействует на репродуктивное поведение, поскольку самцы, не способные отстоять свой участок, не имеют возможности построить гнездо, а владельцы обширных территорий с большим успехом ухаживают за самками и выращивают мальков, чем владельцы небольших участков. Как указывал Тинберген [2398], все рассмотренные здесь эффекты повышенной плотности популяции носят только внутривидовой характер и, в сущности, лишь показывают, каким образом приспособляется поведение данного вида для того, чтобы он мог достигнуть успеха при данном типе территории; для исчерпывающей оценки функции территориальности необходимо учитывать такие переменные, как обеспеченность пищей и давление хищников.

Лишь в редких случаях удается получить данные о качественных изменениях функционального значения движений в процессе их эволюции; ряд таких примеров дают сигнальные движения. Одним из них является защитная демонстрация бабочек павлиноглазок и бражников, которую они выполняют, если их потревожить. Исследовав соответственно 35 видов одного и 6 видов другого из этих семейств, Блест [273] разбил их реакции на следующие типы:

1) поведение бегства (в общем виде);

2) ритмичные демонстрации, куда входят координированные и повторяемые по многу раз движения крыльев, ног и брюшка;

3) продолжительные статичные демонстрации, когда поза может оставаться неизменной в течение нескольких минут;

4) смешанные демонстрации, когда на слабое воздействие насекомое реагирует статичной позой, а на сильное — ритмичными движениями;

5) остаточные демонстрации, состоящие, вероятно, из функциональных остатков реакций каждого из предшествующих типов;

6) поведение маскировки.

Эти демонстрации связаны не с систематическим положением бабочек, а с типом окраски. Так, виды, которым свойственно обычное поведение бегства, малозаметны, тогда как для видов, выполняющих демонстрации, характерны яркие, хорошо заметные отметины (например, глазчатые пятна) или же подражание окраске опасных насекомых, таких, как осы. Эксперименты показывают, что такие демонстрации вызывают реакции бегства у самцов воробьиных, охотящихся на этих бабочек. Таким образом, они имеют функциональное значение.

По-видимому, сигнальные движения возникли из начальных движений, предшествующих полету, выполняемых еще не согрев-

шейся бабочкой. Происходило это в следующем порядке: неадекватные летательные движения, ритмичные демонстрации, смешанные демонстрации, статичные демонстрации. Эффективность демонстраций, с помощью которых различные современные виды отпугивают хищников, возрастает в той же последовательности. Таким образом, постепенная эволюция этих демонстраций сопровождалась соответствующим возрастанием их эффективности. Аналогичное тщательное исследование защитного поведения богомолов выполнено Крейном [476].

Разнообразие сигнальных движений у животных ставит дальнейшие вопросы об их приспособительном значении. Как обсуждалось в гл. 27, в процессе эволюции этих движений их сигнальная функция усиливалась. Их подлинная эффективность в качестве сигналов выявляется прежде всего при наблюдениях в естественных условиях. Наблюдения показывают, что территориальная песня самца зарянки заставляет вторгшегося чужака покинуть участок [1432] или что угрожающая поза большой синицы вынуждает соперника улететь. Для оценки эффективности составных элементов демонстрационных движений требуются более изощренные методы, но они приводят к тем же выводам. Стоукс [2095, 2096] оценивал, насколько часто за теми или иными демонстрациями у синиц (*Parus* sp.) на местах зимней кормежки следует бегство, нападение или нейтральное поведение. Установив, что за определенными элементами демонстрации или их сочетаниями следует тот или иной тип поведения (см. разд. 16.3), он регистрировал затем, как реагируют на эти элементы другие птицы, и обнаружил, что они отвечают адекватными реакциями. Например, птица, распушившая перья, обычно обращается в бегство и лишь изредка нападает. Наоборот, противники такой птицы нападают чаще, а в бегство обращаются реже, чем следовало бы ожидать при случайном распределении этих реакций. Сходным образом птица, которая смотрит на соперника, более склонна к нападению, чем особи, ориентированные иным образом; в свою очередь противник чаще улетает именно при такой ориентации птиц.

Данем и др. [620] при помощи аналогичного метода продемонстрировали эффективность, с которой угрожающая поза и поза подчинения ослабляют нападение у карповых рыб. Хезлетт и Боссарт [965], исследовавшие агрессивные взаимодействия раков-отшельников, рассматривали, как распределяются действия одного из них, совершаемые в ответ на каждое действие соперника. Оказалось, что выполнение каждого из поведенческих актов одним животным в чем-либо изменяет поведение другого (аналогичный подход к изучению взаимодействия у макак-резусов см. [26]).

Дополнительные данные об эффективности этих демонстраций при общении между особями получены в экспериментах с чучелами; как показали эти эксперименты, используемые в определенных ситуациях структуры или позы действительно вызывают реакции,

соответствующие данной ситуации. Например, у некоторых видов кузнечиков видоспецифичная песня вызывает приближение полового партнера более эффективно, чем песня близких видов [1913]. Точно так же у некоторых видов пищух *(Certhia)* песня, свойственная данному виду, вызывает ответ более эффективно, чем песня близкородственных видов [2346]; этот пример представляет особый интерес, поскольку в этом случае песня, по-видимому, способствует репродуктивной изоляции. Некоторые другие примеры приведены в гл. 4 (см. также Лоренц [1562]). При изучении некоторых сигналов эксперименты с чучелами могут ввести в заблуждение, поскольку смысл сигналов зависит от того, в какой ситуации они издаются. У чаек характерное «потряхивание головой» наблюдается и у самок, и у взрослых птенцов в ряде ситуаций: при выпрашивании корма, при демонстрациях, предшествующих спариванию, и при враждебных столкновениях [1807]. Общим для всех этих ситуаций фактором является, по-видимому, тенденция к бегству, но она может вступать в противоречие с одной или несколькими несовместимыми тенденциями. Реакция других особей на эту демонстрацию может зависеть от других сигналов или от ситуации в целом [2246]. Значение ситуации в целом особенно очевидно в тех случаях, когда сигнал подается с целью привлечь внимание других особей к чему-то определенному, как, например, некоторые звуковые сигналы у обезьян [2069] и лемуров [1277].

Эффективность сигнальных движений подвержена действию отбора: показано, что сенсорная модальность и прочие характеристики сигнала соответствуют ситуации, в которой его применяют ([1652, 1656]; см. также ниже). Тем не менее не наблюдается тенденции к какому-то «идеальному» сигналу в пределах каждой сенсорной модальности. Этого и не могло бы быть, поскольку у каждого вида имеется целый репертуар сигналов, которые должны отличаться друг от друга. Хотя Лоренц прежде рассматривал форму каждого сигнала просто как некую условность, предполагая, что, например, наличие у одного вида одной приветственной церемонии, а у другого — другой сложилось более или менее случайно, дальнейшие исследования показали, что каждый сигнал приспособлен к той ситуации, в которой он применяется.

Прежде всего различные сигнальные движения у любого вида отличаются друг от друга настолько, что их почти невозможно спутать. Например, позы подчинения у воробьиных птиц, во время которых птица распушает оперение, втягивает голову и вообще стремится стать как можно более «шарообразной», во многих отношениях прямо противоположны горизонтальной позе угрозы [1040, 1041, 2254]. Далее, в позу подчинения часто входит такая составляющая, как отворачивание от доминирующей особи. Ее можно рассматривать как ритуализацию начальных движений полета, которая эффективна, в частности, еще и потому, что удаляет из поля зрения противника сигнальные раздражители, вызывающие агрессию

[112, 2392]. У приматов и у многих других животных прямой взгляд служит стимулом к нападению, тогда как для позы подчинения характерно, что животное отводит глаза в сторону (Чанс [425] высказал предположение, что такая поза «выключает» поступление агрессивных раздражителей и, таким образом, снижает тенденцию к отступлению у принявшей ее особи; Грант и Макинтош [845] пошли еще дальше, рассматривая каталепсию как форму такого «выключения»). Аналогичные в функциональном отношении позы подчинения известны также и у беспозвоночных [479, 1981]. Поскольку демонстрации должны четко отличаться одна от другой, это часто приводит к «конкуренции» между ними и исчезновению некоторых из них [586]; известны случаи, когда межвидовые гибриды демонстрируют движения, отсутствующие у обоих родителей, но наблюдаемые у близких видов [1570] (см. разд. 27.3).

В некоторых случаях демонстрации служат не только внутривидовым сигналом, но также и индивидуальными опознавательными признаками. Этот вопрос особенно тщательно был исследован на примере звуковых сигналов птиц, у которых видоспецифичные звуковые сигналы подчас весьма значительно различаются у разных особей [1199]; экспериментально было показано, что такие различающиеся сигналы могут вызывать различные реакции [681].

Отбор регулирует не только индивидуальное и внутривидовое, но и межвидовое разнообразие. В пользу этого положения в основном говорят не экспериментальные данные, а обнаружение у разных видов корреляций между определенными характеристиками сигналов и естественными ситуациями, в которых они встречаются. Марлер [1652] проанализировал условия, в которых отбор будет благоприятствовать усилению или ослаблению специфической характеристики сигнальных движений и связанных с ними структур. В тех случаях, когда сигналы способствуют поддержанию репродуктивной изоляции между близкородственными формами, по-видимому, происходит их дивергенция. Например, у близкородственных видов птиц некоторые элементы сигналов, используемых при формировании пары, обычно заметно отличаются — демонстрации у разных видов щеглов отличаются гораздо сильнее на ранних стадиях формирования пары, чем на стадии, непосредственно предшествующей спариванию, которая происходит после того, как пара окончательно сформировалась [1047]. Марлер [1654] исследовал также, каким образом форма песни у птиц приспособлена к функции выбора полового партнера, а возникновение и адаптивное значение межвидовых, межпопуляционных, локальных и индивидуальных различий в вокализации птиц обсуждаются в обзорах Марлера и Гамильтона [1658], а также Тильке [2347]. У кобылок *Chorthippus brunneus* и *C. biguttulus* призывные песни заметно различаются, но если привлечь самок на территорию самцов чужого вида, проигрывая для этого на магнитофоне видоспецифичные песни самцов их собственного вида, последние стадии процесса ухаживания протекают нормально, но в

результате на свет появляются стерильные гибриды [1913]. У других видов наблюдается, однако, иная картина: у стрекоз начальная стадия спаривания зависит от относительно неспецифичных раздражителей, тогда как на последующих этапах вступают в действие более специфичные раздражители [368]. Но даже в этом случае самые последние стадии спаривания, уже после того, как самец сделал садку, могут зависеть от относительно неспецифичных раздражителей.

Что же касается демонстраций, производимых при появлении хищника, то здесь во многих случаях отбор приводит к конвергенции: разные виды-«жертвы», обитающие в данной местности, окажутся защищенными более эффективно, если они будут реагировать на крики тревоги друг друга. Марлер [1653] показал, что конвергенция криков тревоги у многих видов воробьиных птиц при виде пернатого хищника имеет еще и другое значение. Все эти крики (рис. 205) имеют одну особенность: хищнику трудно локализовать их источник. Для них характерна непрерывность, начинаются и заканчиваются они постепенно, что исключает возможность бинаурального сравнения поступающего звукового сигнала; частота их слишком высока, чтобы расстояние можно было оценить по сдвигу фазы сигнала, поступающего на правое и левое ухо, и слишком мала, чтобы можно было обнаружить разницу в интенсивности звуков.

Все это ставит вопрос об относительном значении таких взаимоисключающих свойств сигналов, как заметность и скрытность. Чтобы быть эффективным, сигнал должен быть заметным, но если он слишком заметен, то может привлечь хищников. Необходим некий компромисс, и соотношение этих двух качеств сигнала будет меняться в зависимости от ситуации. Часто достижению такого компромисса способствует хорошее приспособление сигнала к соответствующей функциональной ситуации: так, крики птиц, используемые на близком расстоянии, могут и не быть громкими, и, следовательно, их заметность уменьшается [1653]. Характер среды, в которой обитает данный вид, также оказывает большое влияние на природу выполняемых демонстраций; например, у птиц в зависимости от места обитания меняются «демонстрации отвлечения», выполняемые при виде потенциального врага [69].

Характер демонстрационных движений, производимых при агонистических, групповых и половых взаимодействиях, позволяет, таким образом, предположить, что они подвержены влиянию естественного отбора, направленному на адаптацию к условиям, в которых они выполняются. Возможность того, что сигнальные движения находятся под влиянием отбора на криптичность,— всего лишь одно из проявлений важного принципа, согласно которому все признаки данного вида входят в состав адаптационного комплекса, соответствующего местообитанию вида и образу его жизни. Поскольку все аспекты поведения данного вида взаимосвязаны и адап-

тивны, изменения одного из них могут повлечь за собой другие изменения, распространяющиеся по всей системе. Классическим примером служит исследование Э. Каллен [492] на моевках (*Rissa tridactyla*). Это единственный вид чаек, гнездящихся на уступах обрывистых скал, что защищает их как от пернатых, так и от других хищников. Своим поведением моевки во многом отличаются от чаек

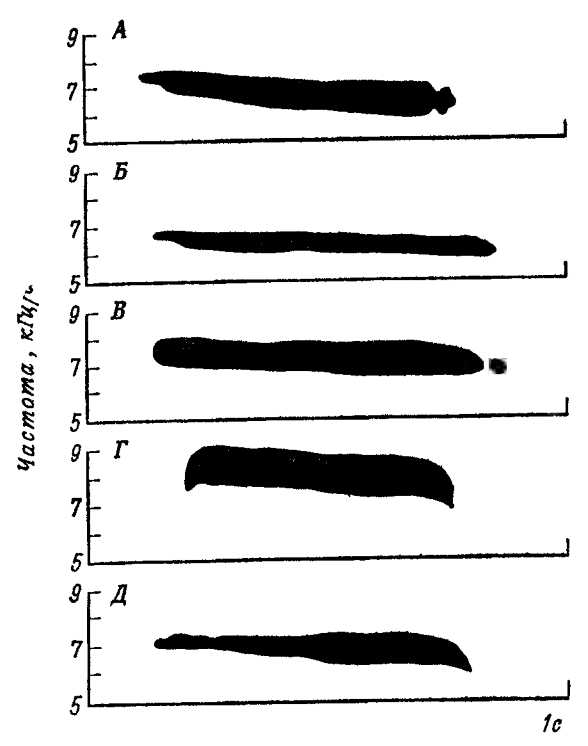


Рис. 205. Сходные по форме крики тревоги у разных видов воробьиных птиц [1653].

А — у камышовой овсянки, *Б* — у дрозда, *В* — у большой синицы, *Г* — у лазоревки, *Д* — у зяблика.

других видов, но многие из этих отличий, в том числе особенности драк с особями своего вида, гнездового, полового и родительского поведения, а также многие аспекты поведения молодых птиц можно рассматривать как эволюционные следствия гнездования на скалах. Например, моевки в отличие от чаек, гнездящихся на земле, строят гнездо гораздо тщательнее, а птенцы в случае опасности не покидают гнезда. У некоторых других видов чаек (*Larus thayeri*, *L. glaucoides* и *L. hyperboreus*), которые устраивают гнезда на широких карнизах

или уступах, наблюдается поведение, промежуточное между поведением моевок и типичных землегнездников, вроде серебристой чайки (*Larus argentatus*) [2243, 2244]. Олуши, также гнездящиеся на скалах, но принадлежащие к совершенно другому семейству, во многом сходны с моевками, причем именно по тем чертам, по которым последние отличаются от гнездящихся на земле близкородственных видов [1842]. У черноклювой чайки (*Larus bulleri*) совершенно другой набор адаптаций, связанных с ее привычкой строить гнезда на берегах рек, затопляемых при паводках [218].

Аналогичные данные получены также по многим другим видам [361, 484—487, 495, 889, 1130, 1266, 1845, 2573, 2575]. Используя для оценки систематических связей между видами поведенческие признаки, следует помнить, что различные на первый взгляд признаки могут на самом деле составлять часть адаптивного комплекса: если в процессе эволюции отбор на один признак неизбежно связан с отбором на несколько других, группа признаков будет иметь для систематики практически такое же значение, как и любой из них по отдельности.

28.2. РОЛЬ ПОВЕДЕНИЯ В ВИДООБРАЗОВАНИИ

Последняя группа проблем, которых мы здесь коснемся,— роль поведения в эволюции — тесно связана с остальными рассмотренными вопросами. Любой вопрос о приспособительном значении поведения является также вопросом о роли поведения в эволюции. Мы, однако, ограничимся ролью поведения в видообразовании. Когда два сформировавшихся или зарождающихся вида занимают одну и ту же территорию, их продолжительное независимое сосуществование зависит от сохранения определенного уровня репродуктивной изоляции между ними и от уменьшения конкуренции за жизненно важные биологические факторы [591, 1217, 1433, 1688, 1689, 2211]. Межвидовые различия в поведении, в том числе выбор полового партнера, пищи, места обитания, гнездования и т. п., имеют, таким образом, решающее значение. Мы изложим вкратце некоторые подтверждающие эту точку зрения данные, относящиеся в основном к птицам (более подробный обзор литературы см. в [1053], а последние данные по *Drosophila* — [1642]).

Выбор полового партнера

Об эффективности межвидовых различий в поведении в качестве фактора, обеспечивающего репродуктивную изоляцию в природных условиях, свидетельствует несколько категорий данных.

I. *Межвидовые гибриды, которых просто получить в лабораторных условиях, довольно редко встречаются в природе.* Это вызвано тем, что, когда в неволе самца и самку разных видов содержат сов-

местно при отсутствии полового партнера своего вида, поведенческие механизмы, обеспечивающие нормальное образование пары, перестают действовать. Так, при клеточном содержании скрещивание щегла *(Carduelis carduelis)* с зеленушкой *(Chloris chloris)* почти всегда проходит так же успешно, как и между особями одного вида, тогда как в естественных условиях гибриды между этими видами почти не встречаются.

II. *У близкородственных симпатрических видов те или иные существенные для ухаживания или образования пары морфологические признаки или формы поведения обычно заметно различаются.* Приведем пример: два симпатрических вида пеночек рода *Phylloscopus* морфологически очень сходны, но их песни резко различаются. На приспособительное значение таких различий для сохранения репродуктивной изоляции указывают следующие данные:

1) наиболее заметна дивергенция по тем признакам, которые имеют значение при формировании брачной пары;

2) дивергенция часто наиболее выражена в тех случаях, когда ее отсутствие делало бы возможным межвидовое скрещивание, например в зоне перекрывания частично симпатрических видов (см. [2348]);

3) видовые признаки такого рода часто исчезают на островах, где нет никаких близкородственных видов и, следовательно, нет отбора, направленного против гибридизации;

4) дивергенция обычно более выражена у самцов, чем у самок. Поскольку потеря гамет для самок более серьезна, чем для самцов, отбор будет в первую очередь идти на предпочтение, выказываемое самкой.

Некоторые черты образования брачных пар и особенности спаривания у птиц и у рыб уже обсуждались в гл. 16, 17 и 27. Ясно, что именно различия между сигналами, используемыми близкородственными видами, по-видимому, обеспечивают поддержание репродуктивной изоляции. Эти различия можно разбить на следующие категории:

1) различия в абсолютной и относительной силе тенденций к нападению, бегству, половому поведению или другим видам поведения в присутствии брачного партнера;

2) различия в степени полового диморфизма в поведении;

3) различия в демонстрационных движениях (многие из них связаны с различиями, перечисленными под рубрикой 1);

4) различия в окраске или структурах, предъявляемых во время демонстраций.

Отбор на репродуктивную изоляцию между двумя популяциями будет происходить только в том случае, если популяции уже дивергировали настолько сильно, что гибридизация между ними затруднительна. Первоначально дивергенция между популяциями, вероятно, вызывается изоляцией какого-либо иного рода, например географической преградой. Однако некоторая дивергенция в пове-

дении, связанном с ухаживанием и формированием пар, по-видимому, имеет место, даже когда отбор на дивергенцию как таковую не происходит. Как мы указывали в конце предыдущего раздела, видовые признаки следует рассматривать как адаптивный комплекс, соответствующий условиям той экологической ниши, в которой обитает данный вид. Если ареалы двух популяций отличаются в экологическом отношении, каждая из них будет стремиться адаптироваться к местным условиям; происходящие в это время изменения могут привести к разнообразным последствиям, которые через адаптивный комплекс скажутся на характере демонстраций. У певчих птиц, например, степень отбора на территориальное поведение будет зависеть от локальных условий, а это может повлиять на песню самца, на дивергенцию полового поведения и окраски самцов и самок, а также на подавление агрессивности самца при ухаживании; в результате изменится поведение ухаживания [1690] (см. также [2238]).

Другим примером может служить связь между формой гнезда и поведением ухаживания у ткачиков (Ploceinae). Исходная форма гнезда была, по-видимому, шарообразной с входом около вершины; виды, у которых гнезда имеют такую форму, выполняют демонстрацию приглашения в гнездо, усевшись на веточке непосредственно под входом. Другие виды пристраивают к входу жердочки, туннели и т. п., так что входное отверстие направлено в этих случаях вниз: такая конструкция, вероятно, лучше предохраняет от хищников и непогоды. Самцы тех видов, которые строят гнезда такого типа, продолжают выполнять свои демонстрации в прежнем положении относительно входного отверстия, так что им приходится для этого зависать вниз головой [487].

Изменения демонстраций при ухаживании способствуют репродуктивной изоляции только в том случае, если особи новой линии реагируют на новый тип поведения сильнее, чем на старый. Вероятно, раздражители, вызывающие половое поведение, обладают определенной пластичностью, а приобретенные тенденции к образованию пары с особями, подобными тем, среди которых данная особь выросла, играют важную роль. Например, у полиморфных белых гусей *(Anser coerulescens)* спаривание происходит избирательно: Кук и Куч [461] высказали предположение, что самцы выбирают тех самок, оперение которых напоминает оперение их родителей. У рыб семейства пецилиевых опыт играет несколько иную роль. В лабораторных условиях самцы, выращенные с самками только их собственного вида, ухаживают и за самками близких видов, отдавая своим лишь незначительное предпочтение. По контрасту, напротив, самцы, выращенные с самками других видов, при ухаживании проявляют гораздо большую избирательность. Подобное поведение возникло, вероятно, в ответ на поведение самок, за которыми они ухаживали,— в зависимости от того, принимали последние их ухаживание или отвергали его (Лайли, цит. по [2395]).

Выбор пищи

Если два близкородственных вида обитают в одной и той же области, они конкурируют за жизненно важные факторы. Для того чтобы такое сосуществование могло продолжаться, эта конкуренция должна быть прекращена, в чем существенную роль играют поведенческие механизмы.

У каждого вида птиц имеется определенный набор стереотипных двигательных актов, с помощью которых они охотятся или добывают себе корм (гл. 3). Однако во многих случаях эти движения вызываются вначале неспецифическими раздражителями. Например, птенцы воробьиных сначала клюют почти любое пятно, выделяющееся на общем фоне, и лишь постепенно приучаются клевать только пищевые объекты (гл. 21); это достигается в результате как обучения, так и привыкания.

Животное научается брать те виды пищи, которые оно может легче всего находить или добывать. У вьюрковых, питающихся семенами (Fringillidae и Carduelidae), размер семян, предпочитаемый взрослыми особями, определяется размером их клювов: каждый вид предпочитает выбирать те семена, которые он может легко извлечь из кожуры, с тем чтобы получить за стандартный промежуток времени, затрачиваемый на кормежку, максимальное количество зерен. Молодые птицы сначала выбирают более мелкие семена и только постепенно приучаются питаться более крупными. Процесс научения зависит от того, какие семена птица может расколоть наиболее эффективным образом, что в свою очередь зависит от размеров клюва и имеющихся навыков [1309, 2183].

Аналогичные механизмы могут служить для повышения эффективности использования пищевых ресурсов у видов с выраженным половым диморфизмом [2183]. Кроме того, пища, которую выбирает данный вид, зависит от места, где кормятся особи этого вида, а это в свою очередь зависит от особенностей их пищедобывательного поведения. Например, вьюрок, который может висеть на ветке вниз головой, использует виды корма, недоступные тем видам, особи которых неспособны принимать такое положение. Такие различия могут зависеть либо от генетических различий в способности висеть вниз головой, либо от индивидуальных привычек, являющихся следствием морфологических различий. Поскольку существует корреляция между весом тела, пропорциями ног и способностью висеть, последнее объяснение представляется вероятным. Конечно, не все межвидовые различия в способах питания зависят от опыта именно таким образом. Например, зяблики никогда не ощипывают хохолок чертополоха, чтобы добыть семена, как это делают щеглы, хотя это простое действие, по-видимому, не требует никакой морфологической специализации [1849].

Таким образом, выбор пищи птицей зависит отчасти от строения тех органов и от тех поведенческих реакций, которые она использует

при кормлении. Однако органы и реакции в свою очередь приспосабливаются в процессе эволюции к тем видам корма, который имеется в изобилии в данной местности. Итак, если две популяции изолированы друг от друга, у них появятся способы добывания пищи и структуры, соответствующие локальным условиям. Если впоследствии эти виды окажутся на одной и той же территории, то даже при отсутствии между ними генетических различий в отношении реактивности к тем или иным видам корма особи, принадлежащие к обеим группам, могут научиться питаться разными кормами из-за морфологических различий.

Выбор местообитания

Различия в предпочитаемых местах обитания у зарождающихся видов могут служить важным фактором снижения как вероятности межвидового скрещивания, так и конкуренции. Особенно значительны данные, касающиеся конкуренции:

1) симпатрические близкородственные виды часто занимают различные местообитания;

2) там, где такие виды не занимают разные местообитания, они настолько различаются по биологии питания, что конкуренция за пищу не имеет места;

3) если один из двух близкородственных видов, занимающих различные местообитания в пределах одной и той же области, отсутствует в данной местности, другой вид может занять здесь оба местообитания;

4) особи, пытающиеся размножаться за пределами своего обычного местообитания, редко достигают успеха.

Среди птиц выбор местообитания обычно зависит от таких его особенностей, которые не существенны для выживания, но составляют хорошо заметные отличительные признаки ландшафта и служат, таким образом, сигнальными раздражителями (гл. 4). У многих видов определенную роль в выборе местообитания играет научение [1364, 1365, 2514]. Выбор некоторыми особями необычного для данного вида местообитания может, таким образом, закрепиться и положить начало эволюционному приспособлению к новым условиям.

Из этого краткого изложения тех проблем, которые возникают при обсуждении приспособительного значения поведения и его роли в видообразовании, видно, что многие вопросы, обсуждавшиеся на предыдущих страницах этой книги, имеют фундаментальное значение для исследования эволюции. И наоборот, знание процессов, участвующих в видообразовании, значительно углубляет наше понимание тех межвидовых различий в поведении, которые были обнаружены этологами и сравнительными психологами, и позволяет дать оценку их роли.

28.3. ВЫВОДЫ

1. Поведение имеет последствия, которые иногда играют важную роль для выживания или размножения индивида, а иногда не играют в этом никакой роли. Последствия, имеющие значение для выживания, поставляют материал для естественного отбора. Приведены некоторые примеры, показывающие, каким образом можно изучать приспособительное значение поведенческих признаков.

2. Все признаки вида, поведенческие и морфологические, образуют некий адаптивный комплекс. Изменение любого из них в процессе эволюции может иметь разнообразные последствия.

3. Если два зарождающихся или сформировавшихся вида обитают в одной и той же области, сохранение их обособленности зависит от поддержания некоторой репродуктивной изоляции между ними и уменьшения конкуренции за жизненно важные биологические факторы. Обсуждаются некоторые поведенческие механизмы, имеющие значение при выборе брачного партнера, пищи и местообитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Adams D. B.*, Cells related to fighting behaviour recorded from midbrain central gray neuropil of cat, Science, **159**, 894—896 (1968).
2. *Ader R.*, Frequency of stimulation during early life and subsequent emotionality in the rat, Psychol. Rep., **18**, 695—701 (1966).
3. *Ader R.*, *Friedman S. B.*, *Grota L. J.*, Emotionality and adrenal cortical function: effects of strain, test and the 24-hour corticosterone rhythm, Anim. Behav., 15, 37—44 (1967).
4. *Adler H. E.*, Sensory factors in migration, Anim. Behav., **11**, 566—577 (1963).
5. *Adler N.*, *Bermant G.*, Sexual behaviour of male rats: effects of reduced sensory feedback, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 240—243 (1966).
6. *Adler N.*, *Hogan J. A.*, Classical conditioning and punishment of an instinctive response in *Betta splendens*, Anim. Behav., **11**, 351—354 (1963).
7. *Adolph E. F.*, Urges to eat and drink in rats, Amer. J. Physiol., **151**, 110—125 (1947).
8. *Adolph E. F.*, *Barker J. P.*, *Hoy P. A.*, Multiple factors in thirst, Amer. J. Physiol., 178, 538—562 (1954).
9. *Adrian E. D.*, The Basis of Sensation, Christophers, London, 1928.
10. *Adrian E. D.*, Potential changes in the isolated nervous system of *Dytiscus marginalis*, J. Physiol., **72**, 132—151 (1931).
11. *Adrian E. D.*, The physiological basis of perception. In "Brain Mechanisms and Consciousness", Ed. J. F. Delafresnaye, Blackwell, Oxford, 1954.
12. *Adrian E. D.*, *Zotterman Y.*, The impulses produced by sensory nerve endings. Pt. 3, Impulses set up by touch and pressure, J. Physiol., **61**, 465—483 (1926).
13. *Ahrens R.*, Beiträge zur Entwicklung des Physiognomie und Mimikerkënnes, Z. exp. und ang. Psychol., 2, 402—454, 599—633 (1954).
14. *Ainsworth M. D.*, *Wittig B. A.*, In Determinants of Infant Behaviour, **4**, Ed. B. Foss, Methuen, London, 1968.
15. *Akerman B.*, Behavioural effects of electrical stimulation in the forebrain of the pigeon, I and II, Behaviour, **26**, 323—350 (1966).
16. *Akerman B.*, *Andersson B.*, *Fabricius E.*, *Svensson L.*, Observations on central regulation of body temperature and of food and water intake in the pigeon *(Columba livia)*, Acta physiol. scand., **50**, 328—336 (1960).
17. *Akert K.*, Diencephalon. In Sheer (1961).
18. *Akimoto H.*, *Saito Y.*, *Nakamura Y.*, Effects of arousal stimuli on evoked neuronal activities in cat's visual cortex. In "The Visual System", Ed. R. Jung and H. Kornhuber, Springer, Berlin, 1961.
19. *Albrecht H.*, Zur Stammesgeschichte einiger Bewegungsweisen bei Fischen, untersucht am Verhalten von *Haplochromis* (Pisces, Cichlidae), Z. Tierpsychol., **23**, 270—302 (1966).
20. *Alexander G.*, *Williams D.*, Teat-seeking activity in lambs during the first hours of life, Anim. Behav., **14**, 166—176 (1966).
21. *Allee W. C.*, The Social Life of Animals, Norton, New York, 1938.
22. *Allport G. W.*, Personality: a Psychological Interpretation, Holt, New York, 1937.
23. *Alpern H. P.*, *McGaugh J. L.*, Retrograde amnesia as a function of duration of electroshock stimulation, J. comp. physiol. Psychol., **65**, 265—269 (1968).

24. *Altman J., Das G. D., Anderson W. J.*, Effects of infantile handling on morphological development of the rat brain: an explanatory study, Developmental Psychobiology, 1, 10—20 (1968).
25. *Altmann S. A.*, Social behaviour of anthropoid primates: analysis of recent concepts. In Bliss (1962).
26. *Altmann S. A.*, Sociobiology of rhesus monkeys. II. Stochastics of social communication, J. Theoret. Biol., 8, 490—522 (1965).
27. *Ambrose J. A.*, The smiling response in early human infancy. Ph. D. thesis, London, 1960.
28. *Ambrose J. A.*, The development of the smiling response in early infancy. In "Determinants of Infant Behaviour, I", Ed. B. M. Foss, Methuen, London, 1961.
29. *Ammons R. B.*, Acquisition of motor skill. II. Rotary pursuit performance with continuous practice before and after a single rest, J. exp. Psychol., **37**, 393—411 (1947).
30. *Amsel A.*, Selective association and the anticipatory goal response mechanism as explanatory concepts in learning theory, J. exp. Psychol., **39**, 785—799 (1949).
31. *Amsel A.*, The effect upon level of consummatory response of the addition of anxiety to a motivational complex, J. exp. Psychol., **40**, 709—715 (1950).
32. *Amsel A.*, The role of frustrative non reward in noncontinous reward situations, Psychol. Bull., 55, 102—119 (1958).
33. *Amsel A., Maltzman J.*, The effect upon generalized drive strength of emotionality as inferred from the level of consummatory response, J. exp. Psychol., **40**, 563—569 (1950).
34. *Amsel A., Work M. S.*, The role of learned factors in "spontaneous" activity, J. comp. physiol. Psychol., 54, 527—532 (1961).
35. *Anand B. K.*, Nervous regulation of food intake, Physiol. Rev., **41**, 677—708 (1961).
36. *Anand B. K., Brobeck J. R.*, Hypothalamic control of food intake in rats and cats, Yale J. Biol. Med., **24**, 123—140 (1951).
37. *Anand B. K., Chhina G. S., Singh B.*, Effect of glucose on the activity of hypothalamic "feeding centers", Science, **138**, 597—598 (1962).
38. *Anderson E. E.*, The interrelationship of drives in the male albino rat. II. Comp. Psichol. Monogr., **14**, No. 72 (1937—1938).
39. *Anderson E. E.*, The externalization of Drive. I. Theoretical conscciderations, Psychol. Rev., **48**, 204—224 (1941).
40. *Andersson B.*, The effect of injections of hypertonic NaCl solutions into different parts of the hypothalamus of goats, Acta physiol. scand., **28**, 188—201 (1953).
41. *Andersson B.*, The physiology of thirst. In "Progress in Physiological Psychology. I", Ed. E. Stellar and J. M. Sprague, 191—207, 1966.
42. *Andersson B., Larsson B.*, Influence of local temperature changes in the preoptic area and rostral hypothalamus on the regulation of food and water intake, Acta physiol. scand., 52, 75—89 (1961).
43. *Andersson B., McCann S. M.*, A further study of polydipsia evoked by hypothalamic stimulation in the goat, Acta physiol. scand., **33**, 333—346 (1955).
44. *Andersson B., Wyrwicka W.*, The elicitation of a drinking motor conditioned reaction by electrical stimulation of the hypothalamic «drinking area» in the goat, Acta physiol. scand., **41**, 194—198 (1957).
45. *Andrew R. J.*, Some remarks on behaviour in conflict situations, with special reference to *Emberiza* spp., Brit. J. Anim. Behav., 4, 41—45 (1956).
46. *Andrew R. J.*, Normal and irrelevant toilet behaviour in *Emberiza* spp., Brit. J. Anim. Behav., **4**, 85—91 (1956).
47. *Andrew R. J.*, Fear responses in *Emberiza* spp., Brit. J. Anim. Behav., 4, 125—132 (1956).
48. *Andrew R. J.*, Intention movements of flight in certain passerines, and their use in systematics, Behaviour, 10, 179—204 (1956).

49. *Andrew R. J.*, The aggressive and courtship behaviour of certain Emberizines, Behaviour, 10, 255—308 (1957).
50. *Andrew R. J.*, Influence of hunger on aggressive behavior in certain buntings of the genus *Emberiza*, Physiol. Zool., **30**, 177—185 (1957).
51. *Andrew R. J.*, The motivational organisation controlling the mobbing calls of the blackbird *(Turdus merula)*: I, II, III and IV, Behaviour, **17**, 224—246, 288—321; 18, 25—43, 161—176 (1961).
52. *Andrew R. J.*, The displays given by passerines in courtship and reproductive fighting: a review, Ibis, **103a**, 315—348 (1961).
53. *Andrew R. J.*, Tho situations that evoke vocalization in primates, Ann. N. Y. Acad. Sci., **102**, 296—315 (1962).
54. *Andrew R. J.*, Effect of testosterone on the behavior of the domestic chick, J. comp. physiol. Psychol., 56, 933—940 (1963).
55. *Andrew R. J.*, The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates, Behaviour, **20**, 1—109 (1963).
56. *Andrew R. J.*, Trends apparent in the evolution of vocalization in the old world monkeys and apes, Symp. zool. Soc. Lond., **10**, 89—101 (1963).
57. *Andrew R. J.*, Vocalization in chicks, and the concept of "stimulus contrast", Anim. Behav., **12**, 64—76 (1964).
58. *Andrew R. J.*, The development of adult responses from responses given during imprinting by the domestic chick, Anim. Behav., 12, 542—548 (1964).
59. *Andrew R. J.*, Precocious adult behaviour in the young chick, Anim. Behav., **14**, 485—500 (1966).
60. *Andrew R. J.*, Intracranial self-stimulation in the chick, Nature, **213**, 847—848 (1967).
61. *Andrew R. J.*, The effects of testosterone on avian vocalizations. In Hinde (1969).
62. *Angermeier W. F.*, Some basic aspects of social reinforcements in albino rats, J. comp. physiol. Psychol., **53**, 364—367 (1960).
63. *Angermeier W. F., Locke D., Harris A.*, Direct stomach feeding in the pigeon, Psychol. Rep., **15**, 771—774 (1964).
64. *Anthoney T. R.*, The ontogeny of greeting, grooming, and sexual motor patterns in captive baboons (Superspecies *Papio cynocephalus*), Behaviour, **31**, 358—372 (1968).
65. *Arden G. B.*, Complex receptive fields and responses to moving objects in cells of the rabbit's lateral geniculate body, J. Physiol., 166, 468—488 (1963).
66. *Arlinsky M. B.*, On the failure of fowl to adapt to prism induced displacement: some theoretical analyses, Psychon. Sci., **7**, 237—238 (1967).
67. *Armstrong E. A.*, Courtship and Display amongst Birds, Lindsay Drummond, London, 1947.
68. *Armstrong E. A.*, The nature and function of displacement activities, Sym. Soc. exp. Biol., **4**, 361—384 (1950).
69. *Armstrong E. A.*, The ecology of distraction display, Brit. J. Anim. Behav., **2**, 121—135 (1954).
70. *Aronson L. R.*, An analysis of reproductive behavior in the mouth-breeding Cichlid fish, *Tilapia macrocephala* (Bleeker), Zoologica, **34**, 133—158 (1949).
71. *Aronson L. R.*, Environmental stimuli altering the physiological condition of the individual among lower vertebrates. In Beach (1965).
72. *Aronson L. R., Cooper M.*, The appearance of seasonal cycles in sexual behaviour in domestic male cats following desensitization of the glans penis, Proc. 18th Int. Cong. Psychol. Moscow, **1**, 190—197 (1966).
73. *Aronson L. R., Noble G. K.*, The sexual behavior of Anura: 2 Neural mechanisms controlling mating in the male leopard frog, *Rana pipiens*, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **86**, 87—139 (1945).
74. *Aschoff J.*, Exogene und endogene Komponente der 24 Stunden-Periodik bei Tier und Mensch, Naturwiss., **42**, 569—575, Springer, Berlin (1955).

75. *Aschoff J.*, Tierische Periodik unter dem Einfluss von Zeitgebern, Z. Tierpsychol., 15, 1—30 (1958).
76. *Aschoff J.*, Exogenous and andogenous components in circadian rhythms, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., 25, 11—28 (1960).
77. *Aschoff J.*, Diurnal rhythms, Ann. Rev. Physiol., 25, 581—600 (1963).
78. *Aschoff J.*, Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere, Rev. suisse Zool., **71**, 528—558 (1964).
79. *Aschoff J.*, Circandian rhythms in birds, Proc. 14th Int. Orn. Cong., 1966, 81—105 (1967).
80. *Aschoff J.*, *Wever R.*, Aktivitätsmenge und α: ρ Verhältnis als Messgrössen der Tagesperiodik, Z. vergl. Physiol., 46, 88—101, Springer, Berlin (1962).
81. *Aschoff J.*, *Wever R.*, Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik, Z. vergl. Physiol., 46, 115—128 (1962).
82. *Aschoff J.*, *Wever R.*, Circadian period and phase-angle difference in chaffinches *(Fringilla coelebs)*, Comp. Biochem. Physiol., 18, 397—404 (1966).
83. *Ashmole N. P.*, *Ashmole M. L.*, Comparative feeding ecology of sea birds of a tropical oceanic island, Peabody Mus. Nat. Hist. Bull., 24, New Haven (1967).
84. *Assem J. van den.* Territory in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, Behaviour Suppl., 16, 1—164 (1967).
85. *Autrum H.*, *Gallwitz U.*, Zur Analyse der Belichtungspotentiale des Insektenauges, Z. vergl. Physiol., 33, 407—435 (1951).
86. *Autrum H.*, *Stumpf H.*, Das Bienenauge als Analysator für polarisiertes Licht, Z. Naturf., 56, 116—122 (1950).
87. *Averbach E.*, *Sperling G.*, Short-term storage of information in vision. In “Information Theory”, Ed. C. Cherry, Butterworths, London, 1961.
88. *Ax A. F.*, The physiological differentiation between fear and anger in humans, Psychosom. Med., 15, 433—442 (1953).
89. *Azrin N. H.*, *Hake D. F.*, *Hutchinson R. R.*, Elicitation of aggression by a physical blow, J. exp. Anal. Behav., 8, 55—57 (1965).
90. *Azrin N. H.*, *Hutchinson R. R.*, Conditioning of the aggressive behavior of pigeons by a fixed-interval schedule of reinforcement, J. exp. Anal. Behav., 10, 395—402 (1967).
91. *Azrin N. H.*, *Hutchinson R. R.*, *Hake D. F.*, Extinction-induced aggression, J. exp. Anal. Behav., 9, 191—204 (1966).
92. *Azrin N. H.*, *Hutchinson R. R.*, *McLaughlin R.*, The opportunity for aggression as an operant reinforcer during aversive stimulation, J. exp. Anal. Behav., 8, 171—180 (1965).
93. *Azrin N. H.*, *Hutchinson R. R.*, *Sallery R. D.*, Pain-aggression toward inanimate objects, J. exp. Anal. Behav., 7, 223—228 (1964).
94. *Azrin N. H.*, *Ulrich R. E.*, *Hutchinson R. R.*, *Norman D. G.*, Effect of shock duration on shock-induced fighting, J. exp. Anal. Behav., 7, 9—11 (1964).
95. *Bacon W. E.*, *Bindra D.*, The generality of the incentive-motivational effects of classically conditioned stimuli in instrumental learning, Acta Biol. Exper., 27, 185—197 (1967).
96. *Baenninger R.*, Waning of aggressive motivation in *Betta splendens*, Psychon. Sci., 4, 241—242 (1966).
97. *Baenninger R.*, Contrasting effects of fear and pain on mouse killing by rats, J. comp. physiol. Psychol., 63, 298—303 (1967).
98. *Baerends G. P.*, Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophilia campestris* Jur., Tijdschr. Ent., 84, 68—275 (1941).
99. *Baerends G. P.*, Specializations in organs and movements with a releasing function, Symp. Soc. exp. Biol., 4, 337—360 (1950).
100. *Baerends G. P.*, The ethological analysis of fish behaviour. In “The Physiology of Fisbes”, Ed. M. E. Brown, Academic Press, New York, 1957.
101. *Baerends G. P.*, The ethological concept “releasing mechanism” illustrated by a study of the stimuli eliciting egg-retrieving in the herring gull, Anat. Rec., 128, 518—519 (1957).

102. *Baerends G. P.*, The Ethological studies of insect behavior, Ann. Rev. Ent., **4**, 207—234 (1957).
103. *Baerends G. P.*, The value of the concept «releasing mechanism», Proc. XVth Int. Cong. Zool., Lond., 1959.
104. *Baerends G. P.*, La reconnaissance de l'oeuf par le Goéland argenté, Bull. Soc. Scient. de Bretagne, 37, 193—208 (1964).
105. *Baerends G. P.*, Über einen möglichen Einfluss von Triebkonflikten auf die Evolution von Verhaltensweisen ohne Mitteilungsfunktion, Z. Tierpsychol., 23, 385—394 (1966).
106. *Baerends G. P.*, *Baerends van Roon J. M.*, An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes, Behaviour Suppl., 1, 1—242 (1950).
107. *Baerends G. P.*, *Blokzijl G. J.*, Gedanken über das Entstehen von Formdivergenzen zwischen homologen Signalhandlungen verwandter Arten, Z. Tierpsychol., **20**, 517—528 (1963).
108. *Baerends G. P.*, *Bril K. A.*, *Bult P.*, Versuche zur Analyse einer erlernten Reizsituation bei einem Schweinsaffen *(Macaca nemestrina)*, Z. Tierpsychol., **22**, 394—411 (1965).
109. *Baerends G. P.*, *Brouwer R.*, *Waterbolk H. Tj.*, Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters.): I. An analysis of the male courtship pattern, Behaviour, 8, 249—334 (1955).
110. *Baerends G. P.*, *Cingel N. A. van der*, On the phylogenetic origin of the snap display in the common heron *(Ardea cinerea L.)*, Symp. zool. Soc. Lond., 8, 7—24 (1962).
111. *Baeumer E.*, Lebensart des Haushuhns, Z. Tierpsychol., **12**, 387—401 (1955).
112. *Baeumer E.*, Verhaltensstudie über das Haushuhn — dessen Lebensart: 2, Z. Tierpsychol., **16**, 284—296 (1959).
113. *Baeumer E.*, Lebensart des Haushuhns, dritter Teil — über seine Laute und allgemeine Ergänzungen, Z. Tierpsychol., **19**, 394—416 (1962).
114. *Baggerman B.*, An experimental study on the timing of breeding and migration in the three-spined stickleback *(Gasterosteus aculeatus* L.), Archs. néerl. Zool., 12, 105—317 (1958).
115. *Baggerman B.*, *Baerends G. P.*, *Heikens H. S.*, *Mook J. H.*, Observations on the behaviour of the black tern, *Chlidonias n. niger* (L.), in the breeding area, Ardea, **44**, 1—71 (1956).
116. *Baillie P.*, *Morrison S. D.*, The nature of the suppression of food intake by lateral hypothalamic lesions in rats, J. Physiol., 165, 227—245 (1963).
117. *Bainbridge R.*, *Waterman T. H.* (1957), Polarized light and the orientation of two marine Crustacea, J. exp. Biol., **34**, 342—364 (1957).
118. *Baldwin B. A.*, *Ingram D. L.*, The effect of heating and cooling the hypothalamus on behavioural thermoregulation in the pig, J. Physiol., **191**, 375—392 (1967).
119. *Ball J.*, Sex behaviour of the rat after removal of the uterus and vagina, J. comp. Psychol., 18, 419—422 (1934).
120. *Bambridge R.*, Early experience and sexual behaviour in the domestic chicken, Science, **136**, 259—260 (1962).
121. *Bangert H.*, Untersuchungen zur Koordination der Kopf- und Beinbewegungen beim Haushuhn, Z. Tierpsychol., **17**, 143—164 (1960).
122. *Banks E. M.*, A time and motion study of pre-fighting behavior in mice, J. Genet. Psychol., **101**, 165—183 (1962).
123. *Barcroft J.*, *Barron D. H.*, Movement in the mammalian foetus, Ergeb. Physiol., 42, 107—152 (1939).
124. *Bard P.*, The effects of denervation of the genitalia on the oestrual behavior of cats, Amer. J. Physiol., **113**, 5—6 (1935).
125. *Bard P.*, *Mountcastle V. B.*, Some forebrain mechanisms involved in expression of rage with special reference to suppression of angry behavior, Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis., **27**, 362—402 (1948).
126. *Barfield R. J.*, Induction of copulatory behaviour by intracranial placement of androgen in capons, Amer. Zool., **4**, 133 (1964).

127. *Barfield R. J., Sachs B. D.*, Sexual behaviour: stimulation by painful electrical shock to skin in male rats, Science, 161, 392—395 (1968).
128. *Barlow G. W.*, Ethology of the Asian Teleost, *Badis badis*: III. Aggressive behavior, Z. Tierpsychol., 19, 29—55 (1962).
129. *Barlow G. W.*, Ethology of the Asian Teleost, *Badis badis*: IV. Sexual behavior, Copeia, 2, 346—360 (1962).
130. *Barlow G. W.*, Ethology of the Asian Teleost, *Badis badis*: II. Motivation and signal value of the colour patterns, Anim. Behav., 11, 97—105 (1963).
131. *Barlow G. W.*, Ethological units of behavior. In "Central Nervous System and Fish Behaviour", Ed. D. Ingle, Chicago Univer. Press, 1968.
132. *Barlow H. B.*, Summation and inhibition in the frog's retina, J. Physiol., 119, 68—88 (1953).
133. *Barlow H. B.*, The coding of sensory messages. In Thorpe and Zangwill (1961).
134. *Barlow H. B.*, Slippage of contact lenses and other artefacts in relation to fading and regeneration of supposedly stable retinal images, Q. J. exp. Psychol., 15, 36—51 (1963).
135. *Barlow H. B., FitzHugh R., Kuffler S. W.*, Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation, J. Physiol., 137, 338—354 (1957).
136. *Barlow H. B., Hill R. M.*, Selective sensitivity to direction of movement in ganglion cells of the rabbit retina, Science, 139, 412—414 (1963).
137. *Barlow H. B., Hill R. M., Levick W. R.*, Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image motion in the rabbit, J. Physiol., 173, 377—407 (1964).
138. *Barlow H. B., Levick W. R.*, The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina, J. Physiol., 178, 477—504 (1965).
139. *Barlow W.*, Anxiety and muscle tension pain, Brit. J. Clin. Practice, 13, 339—350 (1959).
140. *Barnes G. W., Baron A.*, Stimulus complexity and sensory reinforcement, J. comp. physiol. Psychol., 54, 466—469 (1961).
141. *Barnes G. W., Kish G. B.*, Reinforcing properties of the onset of auditory stimulation, J. exp. Psychol., 62, 164—170 (1961).
142. *Barnett S. A.*, Physiological effects of "social stress" in wild rats: I. Adrenal cortex, J. psychosom. Res., 3, 1—11 (1958).
143. *Barnett S. A.*, A Study in Behaviour, Methuen, London, 1963.
144. *Barnett S. A., Burn J.*, Early stimulation and maternal behaviour, Nature, 213, 150—152 (1967).
145. *Barnett S. A., Evans C. S., Stoddart R. C.*, Influence of females on conflict among wild rats, J. Zool., 154, 391—396 (1968).
146. *Baron A.*, Suppression of exploratory behaviour by aversive stimulation, J. comp. physiol. Psychol., 57, 299—301 (1964).
147. *Baron A., Kish G. B.*, Early social isolation as a determinant of aggregative behavior in the domestic chicken, J. comp. physiol. Psychol., 53, 459—463 (1960).
148. *Baron A., Kish G. B.*, Low-intensity auditory and visual stimuli as reinforcers for the mouse, J. comp. physiol. Psychol., 55, 1011—1013 (1962).
149. *Barondes S. H., Cohen H. D.*, Puromycin effect on successive phases of memory storage, Science, 151, 594—595 (1966).
150. *Barraclough C. A., Cross B. A.*, Unit activity in the hypothalamus of the cyclic female rat: effect of genital stimuli and progesterone, J. Endocrin., 26, 339—359 (1963).
151. *Barrass R.*, A quantitative study of the behaviour of the male *Mormoniella vitripennis* (Walker) (Hymenoptera, Pteromalidae) towards two constant stimulus-situations, Behaviour, 18, 288—312 (1961).
152. *Barraud E. M.*, Notes on the territorial behaviour of captive ten-spined sticklebacks *(Pygosteus pungitius)*, Brit. J. Anim. Behav., 3, 134—136 (1955).
153. *Barraud E. M.*, The development of behaviour in some young passerines, Bird Study, 8, 111—118 (1961).

154. *Barron D. H.*, Genetic neurology and the behaviour problem. In «Genetic Neurology», Ed. P. Weiss, Chicago, 1950.
155. *Barry H.*, *Symmes D.*, Reinforcing effects of illumination change in different phases of the rat's diurnal cycle, J. comp. physiol. Psychol., 56, 117—119 (1963).
156. *Barth R. H.*, The endocrine control of mating behaviour in the cockroach *Byrsotria fumigata* (Guerin). Gen. comp. Endocrin., 2, 53—69 (1962).
157. *Bartholomew G. A.*, *Collias N. E.*, The role of vocalization in the social behaviour of the northern elephant seal, Anim. Behav., 10, 7—14 (1962).
158. *Bartlett* Sir Frederic, Physiological criteria of fatigue. In Floyd and Welford (1953).
159. *Bartoshuk A. K.*, Response decrement with repeated elicitation of human neonatal cardiac acceleration to sound, J. comp. physiol. Psychol., 55, 9—13 (1962).
160. *Bartoshuk A. K.*, Human neonatal cardiac acceleration to sound: habituation and dishabituation, Percept. mot. Skills, 15, 15—27 (1962).
161. *Bash K. W.*, An investigation into a possible organic basis for the hunger drive, J. comp. Psychol., 28, 109—134 (1939).
162. *Bash K. W.*, Contribution to a theory of the hunger drive, J. comp. Psychol., 28, 137—160 (1939).
163. *Bastock M.*, A gene mutation which changes a behavior pattern, Evolution, 10, 421—439 (1956).
164. *Bastock M.*, *Blest A. D.*, An analysis of behaviour sequences in *Automeris aurantiaca* Weym (Lepidoptera), Behaviour, 12, 243—284 (1958).
165. *Bastock M.*, *Manning A.*, The courtship of *Drosophila melanogaster*, Behaviour, 8, 85—111 (1955).
166. *Bastock M.*, *Morris D.*, *Moynihan M.*, Some comments on conflict and thwarting in animals, Behaviour, 6, 66—84 (1953).
167. *Bateson P. P. G.*, Effect of similarity between rearing and testing conditions on chicks' following and avoidance responses, J. comp. physiol. Psychol., 57, 100—103 (1964).
168. *Bateson P. P. G.*, An effect of imprinting on the perceptual development of domestic chicks, Nature, 202, 421—422 (1964).
169. *Bateson P. P. G.*, Relation between conspicuousness of stimuli and their effectiveness in the imprinting situation, J. comp. physiol. Psychol., 58, 407—411 (1964).
170. *Bateson P. P. G.*, Changes in the activity of isolated chicks over the first week after hatching, Anim. Behav., 12, 490—492 (1964).
171. *Bateson P. P. G.*, The characteristics and context of imprinting, Biol. Rev., 41, 177—220 (1966).
172. *Bateson P. P. G.*, *Reese E. P.*, Reinforcing properties of conspicuous objects before imprinting has occurred, Psychon. Sci, 10, 379—380 (1968).
173. *Bateson P. P. G.*, *Reese E. P.*, The reinforcing properties of conspicuous stimuli in the imprinting situation, Anim. Behav., 1969.
174. *Batham E. J.*, *Pantin C. F. A.*, Phases of activity in the sea-anemone *Metridium senile* (L.), and their relation to external stimuli, J. exp. Biol., 27, 377—399 (1950).
175. *Bauer J.*, Vergleichende Untersuchungen zum Kontaktverhalten verschiedener Arten der Gattung *Tilapia* (Cichlidae, Piscos) und ihrer Bastarde, Z. Tierpsychol., 25, 22—70 (1968).
176. *Baumeister A.*, *Hawkins W. F.*, *Cromwell R. L.*, Need states and activity level, Psychol. Bull., 61, 438—453 (1964).
177. *Baumgarten R. von*, *Nakayama S.*, Spontane und reizbedingte Änderungen der antidromen Erregbarkeit von bulbären respiratorischen Nervenzellen der Katze, Pflügers Arch. ges. Physiol., 281, 245—258 (1964).
178. *Baumgartner G.*, *Brown J. L.*, *Schulz A.*, Responses of single units of the cat visual system to rectangular stimulus patterns, J. Neurophysiol., 28, 1—18 (1965).

179. *Beach F. A.*, Effects of cortical lesions upon the copulatory behavior of male rats, J. comp. Psychol., 29, 193—244 (1940).
180. *Beach F. A.*, Comparison of copulatory behavior of male rats raised in isolation, cohabitation, and segregation, J. genet. Psychol., 60, 121—136 (1942).
181. *Beach F. A.*, Analysis of factors involved in the arousal, maintenance and manifestation of sexual excitement in male animals, Psychosom. Med., 4, 173—198 (1942).
182. *Beach F. A.*, Relative effects of androgen upon the mating behavior of male rats subjected to forebrain injury or castration, J. exp. Zool., 97, 249—295 (1944).
183. *Beach F. A.*, A review of physiological and psychological studies of sexual behavior in mammals, Physiol. Rev., 27, 240—307 (1947).
184. *Beach F. A.*, Hormones and Behavior, Hoeber, New York, 1948.
185. *Beach F. A.*, Instinctive behavior: reproductive activities. In Stevens (1951).
186. *Beach F. A.*, Effects of forebrain injury upon mating behavior in male pigeons, Behaviour, 4, 36—59 (1951).
187. *Beach F. A.*, The descent of instinct, Psychol. Rev., 62, 401—410 (1955).
188. *Beach F. A.*, Normal sexual behavior in male rats isolated at fourteen days of age, J. comp. physiol. Psychol., 51, 37—38 (1958).
189. *Beach F. A.*, Neural and chemical regulation of behavior. In «Biological and Biochemical Bases of Behavior», Ed. H. F. Harlow and C. N. Woolsey, Univ. of Wisconsin, Madison, 1958.
190. *Beach F. A.*, Sex and Behavior, Wiley, New York, 1965.
191. *Beach F. A.*, Ontogeny of «coitus-related» reflexes in the female guinea pig, Proc. Nat. Acad. Sci., 56, 526—533 (1966).
192. *Beach F. A.*, Cerebral and hormonal control of reflexive mechanisms involved in copulatory behaviour, Physiol. Rev., 47, 289—316 (1967).
193. *Beach F. A.*, Coital behaviour in dogs. III. Effects of early isolation on mating in males, Behaviour, 30, 218—238 (1968).
194. *Beach F. A.*, *Fowler H.*, Individual differences in the response of male rats to androgen, J. comp. physiol. Psychol., 52, 50—52 (1959).
195. *Beach F. A.*, *Fowler H.*, Effects of «situational anxiety» on sexual behavior in male rats, J. comp. physiol. Psychol., 52, 245—248 (1959).
196. *Beach F. A.*, *Goldstein A. C.*, *Jacoby G. A.*, Effects of electro-convulsive shock on sexual behavior in male rats, J. comp. physiol. Psychol., 48, 173—179 (1955).
197. *Beach F. A.*, *Holz A. M.*, Mating behavior in male rats castrated at various ages and injected with androgen, J. exp. Zool., 101, 91—142 (1946).
198. *Beach F. A.*, *Holz-Tucker A. M.*, Effects of different concentrations of androgen upon sexual behavior in castrated male rats, J. comp. physiol. Psychol., 42, 433—453 (1949).
199. *Beach F. A.*, *Jaynes J.*, Effects of early experience upon the behavior of animals, Psychol. Bull., 51, 239—263 (1954).
200. *Beach F. A.*, *Jaynes J.*, Studies of maternal retrieving in rats: I. Recognition of young, J. Mammalogy, 37, 177—180 (1956).
201. *Beach F. A.*, *Jaynes J.*, Studies of maternal retrieving in rats: III. Sensory cues involved in the lactating female's response to her young, Behaviour, 10, 104—125 (1956).
202. *Beach F. A.*, *Jordan L.*, Sexual exhaustion and recovery in the male rat, *Q. J.* exp. Psychol., 8, 121—133 (1956).
203. *Beach F. A.*, *LeBoeuf B. J.*, Coital behaviour in dogs. 1. Preferential mating in the bitch, Anim. Behav., 15, 546—558 (1967).
204. *Beach F. A.*, *Levinson G.*, Effects of androgen on the glans penis and mating behavior of castrated male rats, J. exp. Zool., 114, 159—168 (1950).
205. *Beach F. A.*, *Rabedeau R. G.*, Sexual exhaustion and recovery in the male hamster, J. comp. physiol. Psychol., 52, 56—61 (1959).
206. *Beach F. A.*, *Ransom T. W.*, Effects of environmental variation on ejaculatory frequency in male rats, J. comp. physiol. Psychol., 64, 384—387 (1967).

207. *Beach F. A., Westbrook W. H., Clemens L.*, Comparisons of the ejaculatory response in men and animals, Psychosom. Med., **28**, 749—763 (1966).
208. *Beach F. A., Whalen R. E.*, Effects of ejaculation on sexual behavior in the male rat, J. comp. physiol. Psychol., **52**, 249—254 (1959).
209. *Beach F. A., Whalen R. E.*, Effects of intromission without ejaculation upon sexual behavior in male rats, J. comp. physiol. Psychol., **52**, 476—481 (1959).
210. *Beach F. A., Wilson J. R.*, Mating behavior in male rats after removal of the seminal vesicles, Proc. Nat. Acad. Sci., **49**, 624—626 (1963).
211. *Beatty W. W., Schwartzbaum J. S.*, Consummatory behavior for sucrose following septal lesions in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **65**, 93—102 (1968).
212. *Beck C. H., Warren J. M., Sterner R.*, Overtraining and reversal learning by cats and rhesus monkeys, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 332—335 (1966).
213. *Beebe-Center J. G., Block P., Hoffman A. C., Wade M.*, Relative per diem consumption as a measure of preference in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **41**, 239—251 (1948).
214. *Beer C. G.*, Incubation and nestbuilding behaviour of black-headed gulls: I. Incubation behaviour in the incubation period, Behaviour, **18**, 62—106 (1961).
215. *Beer C. G.*, Incubation and nestbuilding behaviour of black-headed gulls: III. The pre-laying period, Behaviour, **21**, 13—77 (1963).
216. *Beer C. G.*, Incubation and nestbuilding behaviour of black-headed gulls: IV. Nest-building in the laying and incubation periods., Behaviour, **21**, 155—176 (1963).
217. *Beer C. G.*, Incubation and nestbuilding behaviour of black-headed gulls: V. The post-hatching period, Behaviour, **26**, 189—214 (1966).
218. *Beer C. G.*, Adaptations to nesting habitat in the reproductive behaviour of the black-billed gull *Larus bulleri*, Ibis, **108**, 394—410 (1966).
219. *Beidler L. M.*, The chemical senses, Ann. Rev. Psychol., **12**, 363—388 (1961).
220. *Beidler L. M., Fishman I. Y., Hardiman C. W.*, Species differences in taste responses, Amer. J. Physiol., **181**, 235—239 (1955).
221. *Bélanger D., Feldman S. M.*, Effects of water deprivation upon heart rate and instrumental activity in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **55**, 220—225 (1962).
222. *Bell R. Q.*, Relations between behavior manifestations in the human neonate, Child Development, **31**, 463—477 (1960).
223. *Bell R. Q.*, Developmental Psychology, Ann. Rev. Psychol., **16**, 1—38 (1965).
224. *Bell R. W., Denenberg V. H.*, The interrelationships of shock and critical periods in infancy as they affect adult learning and activity, Anim. Behav., **11**, 21—27 (1963).
225. *Bellows R. T.*, Time factors in water drinking in dogs, Amer. J. Physiol., **125**, 87—97 (1939).
226. *Beniest-Noirot E.*, Analyse du comportement dit maternel chez la souris, Monogr. Françaises de Psychol., **1**, C. N. R. S., Paris, 1958.
227. *Bennet-Clark H. C.*, The control of meal size in the bloodsucking bug, Rhodnius prolixus, J. exp. Biol., **40**, 741—750 (1963).
228. *Berkowitz L.*, Aggression, McGraw-Hill, New York, 1963.
229. *Berkson G., Davenport R. K.*, Stereotyped movements of mental defectives: I. Initial survey, Amer. J. mental Deficiency, **66**, 849—852 (1962).
230. *Berkson G., Mason W. A.*, Stereotyped behaviors of chimpanzees: relation to general arousal and alternative activities, Percept. and Mot. Skills, **19**, 635—652 (1964).
231. *Berkson G., Mason W. A.*, Stereotyped movements of mental defectives: IV. The effects of toys and the character of the acts, Amer. J. mental Deficiency, **68**, 511—524 (1964).

232. *Berkson G., Mason W. A., Saxon S. V.*, Situation and stimulus effects on stereotyped behaviour of chimpanzees, J. comp. physiol. Psychol., 56, 786—792 (1963).
233. *Berkun M. M., Kessen M. L., Miller N. E.*, Hunger-reducing effects of food by stomach fistula versus food by mouth measured by a consummatory response, J. comp. physiol. Psychol., 45, 550—554 (1952).
234. *Berlyne D. E.*, Conflict, Arousal and Curiosity, McGraw-Hill, New York, 1960.
235. *Berlyne D. E.*, Arousal and reinforcement, Nebraska Symposium on Motivation, 1—110 (1967).
236. *Berlyne D. E., Koenig I. D. V., Hirota T.*, Novelty, arousal, and the reinforcement of diversive exploration in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 62, 222—226 (1966).
237. *Berlyne D. E., Slater J.*, Perceptual curiosity, exploratory behavior and maze learning, J. comp. physiol. Psychol., 50, 228—232 (1957).
238. *Bermant G.*, Response latencies of female rats during sexual intercourse, Science, 133, 1771—1773 (1961).
239. *Bermant G.*, Effects of single and multiple enforced intercopulatory intervals on the sexual behavior of male rats, J. comp. physiol. Psychol., 57, 398—403 (1964).
240. *Bermant G., Lott D. F., Anderson L.*, Temporal characteristics of the Coolidge effect in male rat copulatory behavior, J. comp. physiol. Psychol., 65, 447—452 (1968).
241. *Bernhardt P.*, Beitrag zur Biologie der Schellente *(Bucephale clangula)*, J. Ornith., 88, 488—497 (1940).
242. *Bernstein L.*, A note on Christie's «Experimental naiveté and experiential naivete», Psychol. Bull., 49, 38—40 (1952).
243. *Bernstein N.*, The Coordination and Regulation of Movements, Pergamon, London, 1967.
244. *Bertram B. C. R.*, Ph. D. thesis, Cambridge (1969).
245. *Bethe A.*, Plastizität und Zentren lehre, Handb. norm. path. Physiol., 15, 1175—1220 (1931).
246. *Beukema J. T.*, Predation by the three-spined stickleback *(Gasterosteus aculeatus)*: the influence of hunger and experience, Behaviour, 31, 1—126 (1968).
247. *Beusekom G. van*, Some experiments on the optical orientation in *Philanthus triangulum* Fabr. Behaviour, 1, 195—225 (1948).
248. *Bevan W.*, Perceptual learning: an overview, J. Gen Psychol., 64, 69—99 (1961).
249. *Bevan W., Daves W. F., Levy G. W.*, The relation of castration, androgen therapy and pre-test fighting experience to competitive aggression in male C57 BL/10 mice, Anim. Behav., 8, 6—12 (1960).
250. *Bexton W. H., Heron W., Scott T. H.*, Effects of decreased variation in the sensory environment, Canad. J. Psychol., 8, 70—76 (1954).
251. *Bignami G., Beach F. A.*, Mating behaviour in the chinchilla, Anim. Behav., 16, 45—53 (1968).
252. *Bilodeau E. A.*, Acquisition of Skill, Academic Press, New York, 1966.
253. *Bindra D.*, Motivation: A Systematic Reinterpretation, Ronald Press, New York, 1959.
254. *Bindra D.*, Components of general activity and the analysis of behavior, Psychol. Rev., 68, 205—215 (1961).
255. *Bindra D.*, Neuropsychological interpretation of the effects of drive and incentive-motivation on general activity and instrumental behavior, Psychol. Rev., 75, 1—22 (1968).
256. *Bindra D.*, Ann. N. Y. Acad. Sci. (1969).
257. *Bindra D., Palfai T.*, Nature of positive and negative incentive-motivational effects on general activity, J. comp. physiol. Psychol., 63, 288—297 (1967).
258. *Bindra D., Spinner N.*, Response to varying degrees of novelty: the incidence of various activities, J. exp. Anal. Behav., 1, 341—350 (1958).

259. *Bingham W. E., Griffiths W. J.*, The effect of different environments during infancy on adult behavior in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **45**, 307—312 (1952).
260. *Birch D., Burnstein E., Clark R. A.*, Response strength as a function of hours of food deprivation under a controlled maintenance schedule, J. comp. physiol. Psychol., **51**, 350—354 (1958).
261. *Birch H. G.*, Sources of order in the maternal behavior of animals, Amer. J. Orthopsychiatr., **26**, 279—284 (1956).
262. *Birch H. G., Clark G.*, Hormonal modification of social behavior: IV. The mechanism of estrogen-induced dominance in chimpanzees, J. comp. physiol. Psychol., 43, 181—193 (1950).
263. *Birukow G.*, Ermüdung und Umstimmung bei Gleichgewichtsreaktionen der Amphibien, Verh. d. zool. Ges. Wilhelmshaven, 1951, 144—150 (1951).
264. *Birukow G.*, Photo-Geomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* Panz. und ihre zentralnervöse Koordination, Z. vergl. Physiol., **36**, 176—211 (1954).
265. *Birukow G.*, Zur Funktion der Antennen beim Mistkäfer (*Geotrupes silvaticus* Panz.), Z. Tierpsychol., **15**, 265—276 (1958).
266. *Birukow G.*, Aktivitäts- und Orientierungsrhythmik beim Kornkäfer (*Calandra granaria* L.), Z. Tierpsychol., **21**, 279—301 (1964).
267. *Birukow G., Oberdorfer H.*, Schwerkraftorientierung beim Wasserläufer *Velia currens* F. (Heteroptera) am Tage und zur Nachtzeit, Z. Tierpsychol., **16**, 693—705 (1959).
268. *Bishop L. G., Keehn D. G., McCann G. D.*, Motion detection by interneurons of optic lobes of the flies (*Calliphora phaenicea* and *Musca domestica*), J. Neurophysiol., **31**, 509—525 (1968).
269. *Bitterman M. E.*, Toward a comparative psychology of learning, Amer. Psychologist, **15**, 704—712 (1960).
270. *Blanchard R. J., Blanchard D. C.*, Food deprivation and reactivity to shock, Psychon. Sci., **4**, 317—318 (1966).
271. *Blase B.*, Die Lautäusserungen des Neuntöters (*Lanius c. collurio* L.), Freilandbeobachtungen und Kasper-Hauser-Versuche, Z. Tierpsychol., **17**, 293—344 (1960).
272. *Blauvelt H.*, Neonate-mother relationship in goat and man. In «Group Processes», Trans. of 2nd Conf. Ed. B. Schaffner, Josiah Macy, Jr., New York, 1956.
273. *Blest A. D.*, The evolution of protective displays in the Saturnioidea and Sphingidae (Lepidoptera), Behaviour, **11**, 257—309 (1957).
274. *Blest A. D.*, Interaction between consecutive responses in a Hemileucid moth, and the evolution of insect communication, Nature, **181**, 1077—1078 (1958).
275. *Blest A. D.*, Central control of interactions between behaviour patterns in a Hemileucine moth, Nature, **184**, 1164—1165 (1959).
276. *Blest A. D.*, The concept of ritualization. In Thorpe and Zangwill (1961).
277. *Blest A. D., Collett T. S.*, Micro-electrode studies of the medial protocerebrum of some Lipidoptera. I and II, J. insect Physiol., **11**, 1079—1103 and 1289—1306 (1965).
278. *Bligh J.*, The thermosensitivity of the hypothalamus and thermoregulation in mammals, Biol. Rev., **41**, 317—367 (1966).
279. *Bliss E. L.*, Roots of Behavior, Hoeber, New York, 1962.
280. *Blodgett H. C., McCutchan K.*, Relative strength of place and response learning in the T. maze, J. comp. physiol. Psychol., **41**, 17—24 (1948).
281. *Blough D. S.*, Method for tracing dark adaptation in the pigeon, Science, **121**, 703—704 (1955).
282. *Blough D. S.*, Experiments in animal psychophysics, Sci. Amer., **205**, 113—122 (1961).
283. *Blough D. S.*, The study of animal sensory processes by operant methods. In Honig (1966).
284. *Blough D. S., Millward R. B.*, Learning: operant conditioning and verbal learning, Ann. Rev. Psychol., **16**, 63—94 (1965).

285. *Blurton-Jones N. G.*, Experiments on the causation of the threat postures of Canada geese, Rep. Wildfowl Trust, 1960, 46—52 (1958—1959).
286. *Blurton-Jones N. G.*, Observations and experiments on causation of threat displays of the great tit *(Parus major)*, Anim. Behav. Monogr., **1**, 2 (1968).
287. *Bolles R. C.*, A replication and further analysis of a study on position reversal learning in hungry and thirsty rats, J. comp. physiol. Psychol., **51**, 349 (1958).
288. *Bolles R. C.*, Group and individual performance as a function of intensity and kind of deprivation, J. comp. physiol. Psychol., **52**, 579—585 (1959).
289. *Bolles R. C.*, Grooming behavior in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **53**, 306—310 (1960).
290. *Bolles R. C.*, Effect of food deprivation upon the rat's behavior in its home cage, J. comp. physiol. Psychol., **56**, 456—460 (1963).
291. *Bolles R. C.*, Effects of deprivation conditions upon the rat's home cage behavior, J. comp. physiol. Psychol., **60**, 244—248 (1965).
292. *Bolles R. C.*, Theory of Motivation, Harper and Row, New York, 1967.
293. *Bolles R. C.*, *de Lorge J.*, Effect of hunger on exploration in a familiar locale, Psychol. Rep., **10**, 54 (1962).
294. *Bolles R. C.*, *Morlock H.*, Some asymmetrical drive summation phenomena, Psychol. Rep., **6**, 373—378 (1960).
295. *Bolles R. C.*, *Rapp H. M.*, *White G. C.*, Failure of sexual activity to reinforce female rats, J. comp. physiol. Psychol., **65**, 311—313 (1968).
296. *Bolles R. C.*, *Stokes L. W.*, Rat's anticipation of diurnal and a-diurnal feeding, J. comp. physiol. Psychol., **60**, 290—294 (1965).
297. *Bolles R. C.*, *Woods P. J.*, The ontogeny of behaviour in the albino rat, Anim. Behav., **12**, 427—441 (1964).
298. *Booth D. A.*, *Quartermain D.*, Taste sensitivity of eating elicited by chemical stimulation of the rat hypothalamus, Psychon. Sci., **3**, 525—526 (1965).
299. *Borg G.*, *Diamant H.*, *Ström L.*, *Zotterman Y.*, The relation between neural and perceptual intensity: a comparative study on the neural and psychophysical response to taste stimuli, J. Physiol., **192**, 13—20 (1967).
300. *Boring E. G.*, The relation of the attributes of sensation to the dimensions of the stimulus, Philos. Sci., **2**, 236—245 (1935).
301. *Boshka S. C.*, *Weisman H. M.*, *Thor D. H.*, A technique for inducing aggression in rats utilizing morphine withdrawal, Psychol. Rec., **16**, 541—543 (1966).
302. *Bovard E. W.*, The effects of early handling on the viability of the albino rat, Psychol. Rev., **65**, 257—271 (1958).
303. *Bovet J.*, Experimentelle Untersuchungen über das Heimfindevermögen von Mäusen, Z. Tierpsychol., **17**, 728—755 (1960).
304. *Bovet J.*, Influence d'un effet directionnel sur le retour au gîte des Mulots fauve et sylvestre (*Apodemus flavicollis* Melch. et *A. sylvaticus* L.) et du Campagnol roux (*Clethrionomys glareolus* Schr.),Z. Tierpsychol., **19**, 472—488 (1962).
305. *Bower G. H.*, *Miller N. E.*, Rewarding and punishing effects from stimulating the same place in the rat's brain, J. comp. physiol. Psychol., **51**, 669—674 (1958).
306. *Bower T.G.R.*, Heterogeneous summation in human infants, Anim. Behav., **14**, 395—398 (1966).
307. *Bowlby J.*, Critical phases in the development of social responses in man and other animals, In «Prospects in Psychiatric Research», Ed. J. M. Tanner, Oxford Univ. Press, 1952.
308. *Bowlby J.*, Separation anxiety, Int. J. Psycho-anal., **41**, 89—113 (1960).
309. *Boyd H.*, *Fabricius E.*, Observations on the incidence of following of visual and auditory stimuli in naive mallard ducklings *(Anas platyrhynchos)*, Behaviour, **25**, 1—15 (1965).
310. *Bradley W. E.*, *Wright F. S.*, Visceral reflex activity: development in postnatal rabbit, Science, **152**, 216—217 (1966).

311. *Brady J.*, Control of the circadian rhythm of activity in the cockroach. 1. The role of the corpora cardiaca, brain and stress. 2. The role of the suboesophageal ganglion and ventral nerve cord, J. exp. Biol., **47**, **153**—164 and 165—178 (1967).
312. *Brady J. V.*, Emotional behavior. In «Handbook of Physiology», Sec. I, Vol. III, Ed. J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Amer. Physiol. Soc., Washington, 1960.
313. *Brady J. V.*, Motivational-emotional factors and intracranial self-stimulation. In Sheer, 1961.
314. *Brady J. V.*, *Boren J. J.*, *Conrad D.*, *Sidman M.*, The effect of food and water deprivation upon intracranial self-stimulation, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 134—137 (1957).
315. *Brady J. V.*, *Kelly D.*, *Plumlee L.*, Experimental approaches to the study of emotional behaviour, Ann. N. Y. Acad. Sci. (1969).
316. *Braemer W.*, Verhaltensphysiologische Untersuchungen am optischen Apparat bei Fischen, Z. vergl. Physiol., 39, 374—398 (1957).
317. *Braemer W.*, A critical review of the sun-azimuth hypothesis, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., **25**, 413—427 (1960).
318. *Braemer W.*, *Braemer H.*, Zur Gleichgewichtsorientierung schrägstehender Fische, Z. vergl. Physiol., **40**, 529—542 (1958).
319. *Braemer W.*, *Schwassmann H. O.*, Von Rhythmus der Sonnenorientierung am Aquator (bei Fischen), Ergeb. Biol., **26**, 182—201 (1960).
320. *Brattgard S.*, The importance of adequate stimulation for the chemical composition of retinal ganglion cells during early post-natal development, Acta Radio. Suppl., 96, 1952.
321. *Braun E.*, Die ersten Beutefanghandlungen junger Blaufelchen (*Coregonus wartmanni* Bloch) und Hechte (*Esox lucius* L.), Z. Tierpsychol., **20**, 257—266 (1963).
322. *Breed F. S.*, The development of certain instincts and habits in chicks, Behaviour Monographs, **1**, 1—78 (1911).
323. *Brennan W. M.*, *Ames E W.*, *Moore R. W.*, Age differences in infants' attention to patterns of different complexities, Science, **151**, 354—356 (1966).
324. *Brereton J. le G.*, *Immelmann K.*, Head-scratching in the Psittaciformes, Ibis, **104**, 169—175 (1962).
325. *Bridger W. H.*, Signalling systems in the development of cognitive functions. In «The Central Nervous System and Behaviour», Ed. M. A. B. Brazier, Macy Foundation, New York, 1960.
326. *Bridger W. H.*, Ethological concepts and human development. In «Recent Advances in Biological Psychiatry», **4**, 95—107, Plenum Press, New York (1962).
327. *Brindley G. S.*, *Merton P. A.*, The absence of position sense in human eye, J. Physiol., **153**, 127—130 (1960).
328. *Broadbent D. E.*, Listening to one of two synchronous messages, J. exp. Psychol., **44**, 51—55 (1952).
329. *Broadbent D. E.*, Perception and Communication, Pergamon Press, London, 1958.
330. *Broadbent D. E.*, Recent analysis of short-term memory, Proc. 18th Int. Cong. Psychol. Moscow, **21**, 18—25 (1966).
331. *Broadbent D. E.*, *Gregory M.*, Vigilance considered as a statistical decision, Brit. J. Psychol., 54, 309—323 (1963).
332. *Broadbent D. E.*, *Gregory M.*, Division of attention and the decision theory of signal detection, Proc. Roy. Soc. B, 158, 222—231 (1963).
333. *Broadhurst P. L.*, The interaction of task difficulty and motivation, Acta Psychol., **16**, 321—338 (1959).
334. *Broadhurst P. L.*, Analysis of maternal effects in the inheritance of behaviour, Anim. Behav., **9**, 129—141 (1961).
335. *Broadhurst P. L.*, *Jinks J. L.*, The inheritance of mammalian behaviour re-examined, J. Hered., **54**, 170—176 (1963).

336. *Brobeck J. R.*, Energy exchange. In «Textbook of Physiology» (17th ed.), Ed. J. F. Fulton, Saunders, Philadelphia, 1955.
337. *Brobeck J. R.*, Regulation of feeding and drinking. In «Handbook of Physiology», Sec. 1, Vol. II, Ed. J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Amer. Physiol. Soc., Washington, 1960.
338. *Brobeck J. R.*, *Larsson J.*, *Reyes E. A.*, A study of the electrical activity of the hypothalamic feeding mechanism, J. Physiol., 132, 358—364 (1956).
339. *Brockway B. F.*, Ethological studies of the budgerigar (*Melopsittacus undalatus*): non-reproductive behavior, Behaviour. 22, 193—222 (1963).
340. *Brogden W. J.*, Sensory pre-conditioning, J. exp. Psychol., 25, 323—332 (1939).
341. *Bromley R. B.*, *Bard P.*, A study of the effect of estrin on the responses to genital stimulation shown by decapitate and decerebrate female cats, Amer. J. Physiol., 129, P318—P319 (1940).
342 *Bronfenbrenner U.*, Early deprivation in animals and man. In «Early Experience and Behavior», Ed. G. Newton, Thomas, Springfield, Ill., 1966.
343. *Bronson F. H.*, *Desjardins C.*, Aggression in adult mice: modification by neonatal injections of gonadal hormones, Science, 161, 705—706 (1968).
344. *Bronson G. W.*, The development of fear in man and other animals, Child Devel., 39, 409—430 (1968).
345. *Bronson G. W.*, The fear of novelty, Psychol. Bull., 69, 350—358 (1968).
346. *Broom D. M.*, Specific habituation by chicks, Nature, 217, 880—881 (1968).
347. *Brower J. van Z.*. *Brower L. P.*, Experimental studies of mimicry: 8, further investigations of honey bees (*Apis mellifora*) and their dronefly mimics (*Eristalis* spp.), Amer. Nat., 99, 173—188 (1965).
348. *Brower L. P.*, *Brower J. van Z.*, *Cranston F. P.*, Courtship behavior of the queen butterfly *Danaus gilippus berenice* (Cramer) Zoologica, 50, 1—39 (1965).
349. *Brower L. P.*, *Brower J. van Z.*, *Westcott P.*, Experimental studies of mimicry: 5, the reactions of toads (*Bufo terrestris*) to bumble bees (*Bombus americanorum*) and their robberfly mimics (*Mallophora bomboides*), with a discussion of aggressive mimicry, Amer. Nat., 44, 343—355 (1960).
350. *Brown F. A.*, Living clocks, Science, 130, 1535—1544 (1959).
351. *Brown F. A.*, Response to pervasive geophysical factors and the biological clock problem, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., 25, 57—71 (1960).
352. *Brown F. A.*, *Webb H. M.*, Temperature relations of an endogenous daily rhythmicity in the fiddler crab *Uca*, Physiol. Zool., 21, 371—381 (1948).
353. *Brown J. L.*, Goals and terminology in ethological motivation research, Anim. Behav., 12, 538—541 (1964).
354. *Brown J. L.*, The control of avian vocalization by the central nervous system. In Hinde (1969).
355. *Brown J. L.*, *Hunsperger R. W.*, Neuroethology and the motivation of agonistic behaviour, Anim. Behav., 11, 439—448 (1963).
356. *Brown J. S.*, Problems presented by the concept of acquired drives. In «Current Theory and Research in Motivation», University of Nebraska Press, Lincoln, Neb., 1953.
357. *Brown J. S.*, The Motivation of Behavior, McGraw-Hill, New York, 1961.
358. *Brown J. S.*, *Farber I. E.*, Emotions conceptualised as intervening variables — with suggestions toward a theory of frustration, Psychol. Bull., 48, 465—495 (1951).
359. *Brown J. S.*, *Farber I. E.*, Secondary motivational systems, Ann. Rev. Psychol., 19, 99—134 (1968).
360. *Brown J. S.*, *Jacobs A.*, The role of fear in the motivation and acquisition of responses, J. exp. Psychol., 39, 747—759 (1949).
361. *Brown R. G. B.*, Courtship behaviour in the *Drosophila obscura* group. Part II. Comparative studies, Behaviour, 25, 281—323 (1965).
362. *Brown R. G. B.*, *Blurton-Jones N. G.*, *Hussell, D. J. T.*, The breeding behaviour of Sabines' gull, *Xema sabini*, Behaviour, 28, 110—140 (1967).

363. *Brown R. T.*, Early experience and problem-solving ability, J. comp. physiol. Psychol., 65, 433—440 (1968).
364. *Bruce V. G.*, Environmental entrainment of circadian rhythms, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., 25, 29—48 (1960).
365. *Brückner G. H.*, Untersuchungen zur Tiersoziologie, insbesondere zur Auflösung der Familie, Z. Psychol., 128, 1—120 (1933).
366. *Bruner J.*, *Tauc L.*, Habituation at the synaptic level in *Aplysia*, Nature, 210, 37—39 (1966).
367. *Bruner J.*, *Tauc L.*, Long-lasting phenomena in the molluscan nervous system, Symp. Soc. exp. Biol., 20, 457—475 (1966).
368. *Buchholtz C.*, Eine Analyse des Paarungsverhaltens und der dabei wirkenden Auslöser bei den Libellen *Platycnemis pennipes* Pull und *Pl. dealbata* Klug., Z., Tierpsychol., 13, 13—25 (1956).
369. *Bullock T. H.*, Parameters of integrative action of the nervous system at the neuronal level, Exper. Cell. Res. Suppl., 5, 323—337 (1958).
370. *Bullock T. H.*, Neuron doctrine and electrophysiology, Science, 129, 997—1002 (1959).
371. *Bullock T. H.*, Initiation of nerve impulses in receptor and central neurons, Revs. Mod. Physics, 31, 504—514 (1959).
372. *Bullock T. H.*, The origins of patterned nervous discharge, Behaviour, 17, 48—59 (1961).
373. *Bullock T. H.*, Simple systems for the study of learning mechanisms, Neurosciences Res. Prog. Bull., 4, 2 (1966).
374. *Bullock T. H.*, *Terzuolo C. A.*, Diverse forms of activity in the somata of spontaneous and integrating ganglion cells, J. Physiol., 138, 341—364 (1957).
375. *Bullough W. S.*, The reproductive cycles of the British and Continental races of the starling (*Sturnus vulgaris* L.), Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B, 21, 165—246 (1942).
376. *Bunnell B. N.*, *Flesher C. K.*, Copulatory behavior of male hamsters as a function of time since androgen withdrawal, Psychon. Sci., 3, 181—182 (1965).
377. *Bunnell B. N.*, *Kimmel M. E.*, Some effects of copulatory experience on postcastration mating behavior in the male hamster, Psychon. Sci., 3, 179—180 (1965).
378. *Burghardt G.*, Stimulus control of the prey attack response in haive garter snakes, Psychon. Sci., 4, 37—38 (1966).
379. *Burghardt G. M.*, Chemical-cue preferences of inexperienced snakes: comparative aspects, Science, 157, 718—721 (1967).
380. *Burnstein D. D.*, *Wolff P. C.*, Vocal conditioning in the guinea pig, Psychon. Sci., 8, 39 — 40 (1967).
381. *Bush B. M. H.*, Peripheral reflex inhibition in the claw of the crab, *Carcinus meanas* (L.), J. exp. Biol., 39, 71—88 (1962).
382. *Bush B. M. H.*, *Wiersma C. A. G.*, *Waterman T. H.*, Efferent mechanoreceptive responses in the optic nerve of the crab *Podophthalmus*, J. cell. comp. Physiol., 64, 327—345 (1964).
383. *Buss A. H.*, Instrumentality of aggression, feedback and frustration as determinants of physical aggression, J. Pers. soc. Psychol., 3, 153—162 (1966).
384. *Butenandt A.*, Über Wirkstoffe des Insektenreiches: II. Zur Kenntnis der Sexual-Lockstoffe, Naturw. Rdsch., 12, 457—464 (1955).
385. *Butler R. A.*, Discrimination learning by rhesus monkeys to visual-exploration motivation, J. comp. physiol. Psychol., 46, 95—98 (1953).
386. *Butler R. A.*, Discrimination learning by rhesus monkeys to auditory incentives, J. comp. physiol. Psychol., 50, 239—241 (1957).
387. *Butler R. A.*, The effect of deprivation of visual incentives on visual exploration motiwation in monkeys, J. comp. physiol. Psychol., 50, 177—179 (1957).
388. *Butler R. A.*, Incentive conditions which influence visual exploration, J. exp. Psychol., 48, 19—23 (1964).
389. *Butler R. A.*, *Harlow H. F.*, Persistence of visual exploration in monkeys, J. comp. physiol. Psychol., 47, 257—263 (1954).

390. *Butler R. A., Woolpy J. H.*, Visual attention in the rhesus monkey, J. comp. physiol. Psychol., **56**, 324—328 (1963).
391. *Butz-Kuenzer E.*, Optische und labyrinthäre Auslösung der Legereaktionen bei Amphibien, Z. Tierpsychol., **14**, 429—447 (1957).
392. *Caggiula A. R.*, Specificity of copulation-reward systems in the posterior hypothalamus, Proc. 75th Ann. Conv. Amer. Psychol. Ass., 125—126 (1967).
393. *Cain J.*, Le Probléme des Névroses Expérimentales, Brouwer, Bruges, 1959.
394. *Cairns R. B.*, Development, maintenance and extinction of social attachment behavior in sheep, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 298—306 (1966).
395. *Cairns R. B.*, Attachment behavior of mammals, Psychol. Rev., **73**, 409—426 (1966).
396. *Campbell B. A.*, Effects of water deprivation on random activity, J. comp. physiol. Psychol., **53**, 240—241 (1960).
397. *Campbell B. A.*, Developmental studies of learning and motivation in infra-primate mammals. In Stevenson et al. (1967).
398. *Campbell B. A., Campbell E. H.*, Retention and extinction of learned fear in infant and adult rats, J. comp. physiol. Psychol., 55, 1—8 (1962).
399. *Campbell B. A., Pickleman J. R.*, The imprinting object as a reinforcing stimulus, J. comp. physiol. Psychol., 54, 592—596 (1961).
400. *Campbell B. A., Riccio D. C.*, Cold-induced stress in rats as a function of age, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 234—239 (1966).
401. *Campbell B. A., Sheffield F. D.*, Relation of random activity to food deprivation, J. comp. physiol. Psychol., **46**, 320—322 (1953).
402. *Campbell B. A., Smith N. F., Misanin J. R., Jaynes J.*, Species differences in activity during hunger and thirst, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 123—127 (1966).
403. *Campbell F. W., Robson J. G.*, A fresh approach to stabilized retinal images, J. Physiol., 158, 11P (1961).
404. *Cane* V., Some ways of describing behaviour. In Thorpe and Zangwill (1961).
405. *Cane V. R., Vince M. A.*, Age and learning in quail, Brit. J. Psychol., 59, 37—46 (1968).
406. *Capretta P. J.*, Saccharin consumption under varied conditions of hunger drive, J. comp. physiol. Psychol., 55, 656—660 (1962).
407. *Capretta P. J., Rea R.*, Discrimination reversal learning in the crayfish, Anim. Behav., **15**, 6—7 (1967).
408. *Carbaugh B. T., Schein M. W., Hale E. B.*, Effects of morphological variations of chicken models on sexual responses of cocks, Anim. Behav., **10**, 235—238 (1962).
409. *Carlsson S. G., Larsson* K., Mating in male rats after local anesthetization of the glans penis, Z. Tierpsychol., **21**, 854—856 (1964).
410. *Carmichael L.*, The development of behavior in vertebrates experimentally removed from the influence of external stimulation, Psychol. Rev., **33**, 51—58 (1926).
411. *Carmichael L.*, A further study of the development of behavior in vertebrates experimentally removed from the influence of external stimulation. Psychol. Rev., **34**, 34—47 (1927).
412. *Carmichael L.*, An experimental study in the pre-natal guinea-pig of the origin and development of reflexes and patterns of behaviour in relation to the stimulation of specific receptor areas during the period of active fetal life, Genet. Psychol. Monogr., **16**, 337—491 (1934).
413. *Carr W. J.*, The effect of adrenalectomy upon the NaCl taste threshold in rat, J. comp. physiol. Psychol., 45, 377—380 (1952).
414. *Carr W. J., Caul W. F.*, The effect of castration in rat upon the discrimination of sex odours, Anim. Behav., **10**, 20—27 (1962).
415. *Carr W. J., Loeb L. S., Dissinger M. L.*, Responses of rats to sex odours, J. comp. physiol. Psychol., 59, 370—377 (1965).
416. *Carr W. J., Loeb L. S., Wylie N. R.*, Responses to feminine odors in normal and castrated male rats, J. comp. physiol. Psychol., 62, 336—338 (1966).

417. *Carr W. J., McGuigan D. I.*, The stimulus basis and modification of visual cliff performance in the rat, Anim. Behav., **13**, 25—29 (1965).
418. *Carr W. J., Solberg B., Pfaffmann C.*, The olfactory threshold for estrous female urine in normal and castrated male rats, J. comp. physiol. Psychol., **55**, 415—417 (1962).
419. *Carthy J. D.*, Instinct, New Biology, **10**, 95—105 (1951).
420. *Caryl P. G.*, Social control of fighting behaviour in the zebra finch, *Taeniopygia guttata* (Vieillot), Ph. D. thesis, Cambridge (1969).
421. *Caspari E.*, Genetic basis of behavior. In «Behavior and Evolution», Ed. A. Roe and G. G. Simpson, Yale University Press, New Haven, 1958.
422. *Catania A. C.*, Concurrent operants. In Honig (1966).
423. *Cate J.* ten, Automatic activity of the locomotor centres of the lumbar cord in lizards, J. exp. Biol., **43**, 181—184 (1965).
424. *Chambers R. M.*, Effects of intravenous glucose injections on learning, general activity and hunger drive, J. comp. physiol. Psychol., **49**, 558—564 (1956).
425. *Chance M. R. A.*, An interpretation of some agonistic postures; the role of «cut-off» acts and postures, Symp. zool. Soc. Lond., 8, 71—89 (1962).
426. *Chapman R. M., Bragdon H. R.*, Evoked responses to numerical and non-numerical visual stimuli while problem solving, Nature, **203**, 1155—1157 (1964).
427. *Chapman R. M., Levy N.*, Hunger drive and reinforcing effect of novel stimuli, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 233—238 (1957).
428. *Charlesworth W. R., Thompson W. R.*, Effect of lack of visual stimulus variation on exploratory behavior in the adult white rat, Psychol. Rep., **3**, 509—512 (1957).
429. *Chase R. A., Harvey S., Standfast S., Rapin I., Sutton S.*, Studies on sensory feedback: I. Q. J. exp. Psychol., **13**, 141—152 (1961).
430. *Chernetski K. E.*, Facilitation of a somatic reflex by sound in *Rana clamitans*: effects of sympathectomy and decerebration, Z. Tierpsychol., **21**, 813—821 (1964).
431. *Cherry E. C.*, Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears, J. acoust. Soc. Amer., **25**, 975—979 (1953).
432. *Chiang M.*, Use of tools by wild macaque monkeys in Singapore, Nature, **214**, 1258—1259 (1967).
433. *Chitty D.*, Self-regulation of numbers through changes in viability, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., **22**, 277—280 (1957).
434. *Chorover S. L., Schiller P. H.*, Short-term retrograde amnesia in rats, J. comp. physiol. Psychol., **59**, 73—78 (1965).
435. *Chorover S. L., Schiller P. H.*, Re-examination of prolonged retrograde amnesia in one-trial learning, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 34—41 (1966).
436. *Chow K. L., Nissen H. W.*, Interocular transfer of learning in visually naive and experienced infant chimpanzees, J. comp. physiol. Psychol., 48, 229—237 (1955).
437. *Christophersen E. R., Wagman W.*, Maternal behavior in the albino rat as a function of self-licking deprivation, J. comp. physiol. Psychol., **60**, 142—144 (1965).
438. *Cicala G. A.*, Running speed in rats as a function of drive level and presence or absence of competing response trials, J. exp. Psychol., **62**, 329—334 (1961).
439. *Clark R. B.*, Habituation of the polychaete *Nereis* to sudden stimuli: 1. General properties of the habituation process, Anim. Behav., 8, 82—91 (1960).
440. *Clark R., Schuster C. R., Brady J. V.*, Instrumental conditioning of jugular self-infusion in the rhesus monkey, Science, **133**, 1829—1830 (1961).
441. *Clarke J. R.*, The effect of fighting on the adrenals, thymus and spleen of the vole *(Microtus agrestis)*, J. Endocr., **9**, 114—126 (1953).
442. *Claus H. J., Bindra D.*, Reactions to novelty and stimulus-change induced response decrement, Canad. J. Psychol., **14**, 101—110 (1960).
443. *Clayton F. L.*, Light reinforcement as a function of water deprivation, Psychol. Rep., **4**, 63—66 (1958).

444. *Clayton F. L., Hinde R. A.*, The habituation and recovery of aggressive display in *Betta splendens*, Behaviour, 30, 96—106 (1968).
445. *Clemens L. G.*, Effect of stimulus female variation on sexual performance of the male deermouse, *Peromyscus maniculatus*, Proc. 75th Ann. Conv. Amer. Psychol. Ass., 119—120 (1967).
446. *Coghill G. E.*, Anatomy and the Problem of Behaviour, Cambridge University Press, 1929.
447. *Cohen H. B.*, The effect of contralateral visual stimulation on visibility with stabilized retinal images, Canad. J. Psychol., 15, 212—219 (1961).
448. *Cohen M. J.*, The function of receptors in the statocyst of the lobster *Homarus americanus*, J. Physiol., 130, 9—34 (1955).
449. *Cohen M. J.*, The response patterns of single receptors in the crustacean statocyst, Proc. Roy. Soc. Lond. B, 152, 30—49 (1960).
450. *Cohen M. J., Hagiwara S., Zotterman Y.*, The response spectrum of taste fibres in the cat: a single fibre analysis, Acta physiol. scand., 33, 316—332 (1955).
451. *Cole D. D., Shafer J. N.*, A study of social dominance in cats, Behaviour, 27, 39—53 (1966).
452. *Collett T. S., Blest A. D.*, Binocular, directionally selective neurones, possibly involved in the optomotor response of insects, Nature, 212, 1330—1333 (1966).
453. *Collias N. E.*, The development of social behaviour in birds, Auk, 69, 127—159 (1952).
454. *Collias N. E.*, The analysis of socialization in sheep and goats, Ecology, 37, 228—239 (1956).
455. *Collias N. E., Collias E. C.*, An experimental study of the mechanisms of nest building in a weaverbird, Auk, 79, 568—595 (1962).
456. *Collias N. E., Collias E. C.*, Evolution of nest-building in the weaverbirds (Ploceidae), Univ. Calif. Publ. Zool., 73, 1—162 (1964).
457. *Collias N., Joos M.*, The spectrographic analysis of sound signals of the domestic fowl, Behaviour, 5, 175—188 (1953).
458. *Collier G., Levitsky D., Squibb R. L.*, Instrumental performance as a function of the energy content of the diet, J. comp. physiol. Psychol., 64, 68—72 (1967).
459. *Collier G., Willis F. N.*, Deprivation and reinforcement, J. exp. Psychol., 62, 377—384 (1961).
460. *Collins T. B.*, Strength of the following response in the chick in relation to degree of «parent» contact, J. comp. physiol. Psychol., 60, 192—195 (1965).
461. *Cooke F., Cooch F. G.*, The genetics of polymorphism in the goose *Anser caerulescens*, Evolution, 22, 289—300 (1968).
462. *Coons E. E., Cruce J. A. F.*, Lateral hypothalamus: food current intensity in maintaining self-stimulation of hunger, Science, 159, 1117—1119 (1968).
463. *Coons E. E., Miller N. E.*, Conflict versus consolidation of memory traces to explain «retrograde amnesia» produced by E. C. S., J. comp. physiol. Psychol., 53, 524—531 (1960).
464. *Cooper M., Aronson L.*, Effect of a sensory deprivation on the sexual behavior of experienced adult male cats, Amer. Zool., 2, 114 (1962) (abstract).
465. *Coppock H. W., Chambers R. M.*, Reinforcement of position preference by automatic intravenous injections of glucose, J. comp. physiol. Psychol., 47, 355—357 (1954).
466. *Corbit J. D.*, Effect of intravenous sodium chloride on drinking in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 60, 397—406 (1965).
467. *Corbit J. D.*, Hyperphagic hyperreactivity to adulteration of drinking water with quinine HCl, J. comp. physiol. Psychol., 60, 123—124 (1965).
468. *Corbit J. D., Stellar E.*, Palatability, food intake, and obesity in normal and hyperphagic rats, J. comp. physiol. Psychol., 58, 63—67 (1964).
469. *Cott H. B.*, Adaptive Coloration in Animals, Methuen, London, 1940.
470. *Cotton J. W.*, Running time as a function of amount of food deprivation, J. exp. Psychol., 46, 188—198 (1953).

471. *Cowey A.*, Discrimination. In Weiskrantz (1968).
472. *Cowles J. T.*, *Nissen H. W.*, Reward-expectancy in delayed responses of chimpanzees, J. comp. physiol. Psychol., **24**, 345—348 (1937).
473. *Cragg B. G.*, Changes in visual cortex on first exposure of rats to light, Nature, **215**, 251—252 (1967).
474. *Craik K. J. W.*, The Nature of Explanation, Cambridge University Press, London, 1943.
475. *Crane J.*, Comparative biology of Salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela: IV. An analysis of display, Zoologica, **34**, 159—214 (1949).
476. *Crane J.*, A comparative study of innate defensive behavior in Trinidad mantids (Orthoptera, Mantoidea), Zoologica, **37**, 259—294 (1952).
477. *Crane J.*, Imaginal behavior of a Trinidad butterfly, *Heliconius erato hydara* Hewitson, with special reference to the social use of color, Zoologica, **40**, 167—196 (1955).
478. *Crane J.*, Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, Genus *Uca*), Zoologica, **42**, 69—82 (1957).
479. *Crane J.*, Aspects of social behaviour in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani*, Zoologica, **43**, 113—130 (1958).
480. *Creer T. L.*, *Hitzing E. W.*, *Schaeffer R. W.*, Classical conditioning of reflexive fighting, Psychon. Sci., **4**, 89—90 (1966).
481. *Crespi L. P.*, Amount of reinforcement and level of performance, Psychol Rev., **51**, 341—357 (1944).
482. *Crook J. H.*, Studies on the reproductive behaviour of the Baya weaver *(Ploceus philuppinus)*, J. Bombay Nat. Hist. Soc., **57**, 1—44 (1960).
483. *Crook J. H.*, Studies on the social behaviour of *Quelea q. quelea* (Linn.) in French West Africa, Behaviour, **16**, 1—55 (1960).
484. *Crook J. H.*, Nest form and construction in certain West African weaverbirds, Ibis, **102**, 1—25 (1960).
485. *Crook J. H.*, The adaptive significance of pair formation types in weaver birds, Symp. zool. Soc. Lond., **8**, 57—70 (1962).
486. *Crook J. H.*, Comparative studies on the reproductive behaviour of two closely related weaver bird species *(Ploceus cucullatus* and *Ploceus nigerrimus*) and their races, Behaviour, **21**, 177—232 (1963).
487. *Crook J. H.*, The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae), Behaviour Suppl., **10**, 1—178 (1964).
488. *Crook J. H.*, Field experiments on the nest construction and repair behaviour of certain weaver birds, Proc. Zool. Soc. Lond., **142**, 217—255 (1964).
489. *Cross B. A.*, The hypothalamus iu mammalian homeostasis, Symp. Soc. exp. Biol., **18**, 157—194 (1964).
490. *Cross B. A.*, *Silver I. A.*, Electrophysiological studies on the hypothalamus, Brit. med. Bull., **22**, 254—260 (1966).
491. *Cruze W. W.*, Maturation and learning in chicks, J. comp. Psychol., **19**, 371—409 (1935).
492. *Cullen E.*, Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting, Ibis, **99**, 275—302 (1957).
493. *Cullen E.*, Experiment on the effect of social isolation on reproductive behaviour in the three-spined stickleback, Anim Behav., **8**, 235 (1960).
494. *Cullen J. M.*, Behaviour as a help in taxonomy, Systematics Assn. Publ. No. 3, 131—140 (1959).
495. *Cullen J. M.*, Some adaptations in the nesting behaviour of terns, Proc. XIIth Int. Orn. Cong. Helsinki, 1958, 153—157 (1960).
496. *Cullen J. M.*, *Ashmole N. P.*, The Black Noddy *(Anous tenuirostris)* on Acension Island, Pt. 2, Behaviour, Ibis, **103b**, 423—446 (1963).
497. *Curio E.*, Verhaltensstudien am Trauerschnäpper, Z. Tierpsychol. Suppl., **3**, 1—110 (1959).
498. *Curio E.*, Ontogenese und Phylogenese einiger Triebäusserungen von Fliegenschäppern, J. Orn., **101**, 291—309 (1960).
499. *Curtius A.*, Über angeborene Verhaltensweisen bei Vögeln, insbesondere bei Hühnerkücken, Z. Tierpsychol., **11**, 94—109 (1954).

500. *Daanje A.*, On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them, Behaviour, **3**, 48—98 (1950).
501. *Dachowski L.*, Irrelevant thirst drive and light aversion, Psych. Rep., **14**, 899—904 (1964).
502. *D'Amato M. R.*, *Jagoda H.*, Effect of early exposure to photic stimulation on brightness discrimination and exploratory behavior, J. Genet. Psychol., **101**, 267—271 (1962).
503. *Dane B.*, *Klooi W. G.* van der, An analysis of the display of the Goldeneye duck *(Bucephala clangula* L.), Behaviour, **22**, 283— 328 (1964).
504. *Dane B.*, *Walcott C.*, *Drury W. H.*, The form and duration of the display actions of the goldeneye *(Bucephala clangula)*, Behaviour, **14**, 265—281 (1959).
505. *Darwin C.*, The Expression of the Emotions in Man and the Animals, John Murray, London, 1872.
506. *Datel W. E.*, *Seward J. P.*, On the persistence of an ear-scratching response in the rat, J. abnorm. soc. Psychol., **47**, 58—61 (1952).
507. *Davenport D.*, *Camougis G.*, *Hickok J. F.*, Analyses of the behaviour of commensals in host-factor: 1. Anim. Behav., **8**, 209—218 (1960).
508. *Davenport R. K.*, *Menzel E. W.*, Stereotyped behaviour of the infant chimpanzee, Archiv. gen. Psychiatr., 8, 99—104 (1963).
509. *Davenport R. K.*, *Menzel E. W.*, *Rogers C. M.*, Effects of severe isolation on «normal» juvenile chimpanzees, Archiv. gen. Psychiatr., **14**, 134—138 (1966).
510. *Davidson J. M.*, Characteristics of sex behaviour in male rats following castration, Anim. Behav., **14**, 266—272 (1966).
511. *Davidson J. M.*, Activation of the male rat's sexual behavior by intracerebral implantation of androgen, Endocrinology, **79**, 783—794 (1966).
512. *Davies S. J. J. F.*, The orientation of pecking in very young magpie geese *Anseranas semipalmata*, Ibis, **103a**, 277—283 (1961).
513. *Davies S. J. J. F.*, The behaviour of *Streptopelia* doves and their hybrids, Ph. D. thesis, Cambridge (1965).
514. *Davis H.*, *Donenfeld I.*, Extinction induced social interaction in rats, Psychon. Sci., **7**, 85—86 (1967).
515. *Davis J.*, Comparative foraging behavior of the spotted and brown towhees, Auk, **74**, 129—166 (1957).
516. *Davis J. D.*, The reinforcing effect of weak-light onset as a function of amount of food deprivation, J. comp. physiol. Psychol., **51**, 496—498 (1958).
517. *Davis J. D.*, Food intake following blood mixing of hungry and satiated rats, Psychon. Sci., **3**, 177—178 (1965).
518. *Davis J. D.*, *Gallagher R. L.*, *Ladove R.*, Food intake controlled by a blood factor, Science, **156**, 1247—1248 (1967).
519. *Dawkins R.*, The ontogeny of a pecking preference in domestic chicks, Z. Tierpsychol., **25**, 170—186 (1968).
520. *Dawson B. V.*, *Foss B. M.*, Observational learning in budgerigars, Anim. Behav., **13**, 470—474 (1965).
521. *Decker J. D.*, *Hamburger V.*, The influence of different brain regions on periodic motility of the chick embryo, J. exp. Zool., **165**, 371—384 (1967).
522. *De Coursey P.*, Phase control of activity in a rodent, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., **25**, 49—55 (1960).
523. *De Coursey P.*, Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel, *Glaucomys volans*, Z. vergl. Physiol., **44**, 331—354 (1961).
524. *Deese J.*, The extinction of a discrimination without performance of the choice response, J. comp. physiol. Psychol., **44**, 362—366 (1951).
525. *DeFries J. C.*, *Thomas E. A.*, *Hegmann J. P.*, *Weir M. W.*, Openfield behavior in mice: analysis of maternal effects by means of ovarian transplantation, Psychon. Sci., 8, 207—208 (1967).
526. *DeFries J. C.*, *Weir M. W.*, *Hegmann J. P.*, Differential effects of prenatal maternal stress on offspring behavior in mice as a function of genotype and stress, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 332—334 (1967).

527. *Delgado J. M. R.*, Brain centers and control of behavior-animals, First Hahnemann Symp. on Psychosom. Med., 221—227, Lea and Febiger, 1962.
528. *Delgado J. M. R.*, Effect of brain stimulation on task-free situations, Electroenceph. clin. Neurophysiol. Suppl., 24, 260—281 (1963).
529. *Delgado J. M. R.*, Free behaviour and brain stimulation, Int. Rev. Neurobiology, **6**, 349—449 (1964).
530. *Delgado J. M. R.*, Aggressive behavior evoked by radio-stimulation in monkey colonies, Amer. Zool., **6**, 669—681 (1966).
531. *Delgado J. M. R.*, Social rank and radio-stimulated aggressiveness in monkeys, J. nerv. ment. Dis., **144**, 383—390 (1967).
532. *Delgado J. M. R.*, *Anand B. K.*, Increase of food intake induced by electrical stimulation of the lateral hypothalamus, Amer. J. Physiol., **172**, 162—168 (1953).
533. *Delius J. D.*, Das Verhalten der Feldlerche, Z. Tierpsychol., **20**, 297—348 (1963).
534. *Delius J. D.*, Displacement activities and arousal, Nature, **214**, 1259—1260 (1967).
535. *Dell P. C.*, Some basic mechanisms of the translation of bodily needs into behaviour. In Ciba Foundation Symposium on the «Neurological Basis of Behaviour», Ed. G. E. W. Wolstenholme and C. M. O'Connor, Boston, 1958.
536. *Dember W. N.*, Response by the rat to environmental change, J. comp. physiol. Psychol., 49, 93—95 (1956).
537. *Dember W. N.*, *Fowler H.*, Spontaneous alternation behavior, Psychol. Bull., **55**, 412—428 (1958).
538. *Dempsey E. W.*, *Rioch D. McK.*, The localization in the brain stem of the oestrous responses of the female guineapig, J. Neurophysiol., **2**, 9—18 (1939).
539. *DeNelsky G. Y.*, *Denenberg V. H.*, Infantile stimulation and adult exploratory behaviour in the rat: effects of handling upon visual variationseeking, Anim. Behav., 15, 568—573 (1967).
540. *DeNelsky G. Y.*, *Denenberg V. H.*, Infantile stimulation and adult exploratory behavior, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 309—312 (1967).
541. *Denenberg V. H.*, An attempt to isolate critical periods of development in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 55, 813—815 (1962).
542. *Denenberg V. H.*, Critical periods, stimulus input, and emotional reactivity: a theory of infantile stimulation, Psychol. Rev., **71**, 335—351 (1964).
543. *Denenberg V. H.*, Animal studies on developmental determinants of behavioral adaptability. In Experience, Structure, and Adaptability, Ed. O. J. Harvey, Springer, New York, 1966.
544. *Denenberg V. H.*, A consideration of the usefulness of the critical period hypothesis as applied to the stimulation of rodents in infancy. In «Early Experience and Behavior», Ed. G. Newton and S. Levine, Thomas, Springfield, Ill., 1968.
545. *Denenberg V. H.*, *Bell R. W.*, Critical periods for the effects of infantile experience on adult learning, Science, **131**, 227—228 (1960).
546. *Denenberg V. H.*, *Brumaghim J. T.*, *Halmeyer G. C.*, *Zarrow M. X.*, Increased adrenocortical activity in the neonatal rat following handling, Endocrin., **81**, 1047—1052 (1967).
547. *Denenberg V. H.*, *Haltmeyer G. C.*, Test of the monotonicity hypothesis concerning infantile stimulation and emotional reactivity, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 394—396 (1967).
548. *Denenberg V. H.*, *Hudgens G. A.*, *Zarrow M. X.*, Mice reared with rats, Psychol. Rep., **18**, 451—456 (1966).
549. *Denenberg V. H.*, *Karas G. G.*, Effects of differential infantile handling upon weight gain and mortality in the rat and mouse, Science, **130**, 629—630 (1959).
550. *Denenberg V. H.*, *Kline N. J.*, The relationship between age and avoidance learning in the hooded rat, J. comp. physiol. Psychol., **51**, 488—491 (1958).

551. *Denenberg V. H., Morton J. R. C.*, Effects of environmental complexity and social groupings upon modification of emotional behavior, J. comp. physiol. Psychol., 55, 242—246 (1962).
552. *Denenberg V. H., Morton J. R. C.*, Effects of preweaning and postweaning manipulations upon problem-solving behavior, J. comp. physiol. Psychol., 55, 1096—1098 (1962).
553. *Denenberg V. H., Paschke R. E., Zarrow M. X.*, Killing of mice by rats prevented by early interaction between the two species, Psychon. Sci., 11, 39 (1968).
554. *Denenberg V. H., Rosenberg K. M.*, Non-genetic transmission of information, *Nature*, 216, 549—550 (1967).
555. *Denenberg V. H., Schell S. F., Karas G. G., Haltmeyer G. C.*, Comparison of background stimulation and handling as forms of infantile stimulation, Psych. Rep., 19, 943—948 (1966).
556. *Denenberg V. H., Smith S. A.*, Effects of infantile stimulation and age upon behavior, J. comp. physiol. Psychol., 56, 307—312 (1963).
557. *Denenberg V. H., Whimbey A. E.*, Infantile stimulation and animal husbandry: a methodological study, J. comp. physiol. Psychol., 56, 877—878 (1963).
558. *Denenberg V. H., Whimbey A. E.*, Behavior of adult rats is modified by the experiences their mothers had as infants, Science, 142, 1192—1193 (1963).
559. *Dennis W.*, Congenital cataract and unlearned behavior, J. genet. Psychol., 44, 340—351 (1934).
560. *Desmedt J. E.*, Neurophysiological mechanisms controlling acoustic input. In «Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems», Ed. G. L. Rasmussen and W. Windle, Thomas, Springfield, Ill., 1960.
561. *Desmedt J. E.*, Auditory-evoked potentials from cochlea to cortex as influenced by activation of the efferent olivo-cochlear bundle, J. Acoustical Soc. Amer., 34, 1478—1496 (1962).
562. *Desmedt J. E., Delwaide P. J.*, Functional properties of the efferent cochlear bundle of the pigeon revealed by stereotaxic stimulation, Exp. Neurol., 11, 1—26 (1965).
563. *Desmedt J. E., Mechelse K.*, Suppression of acoustic input by thalamic stimulant, Proc. Soc. exp. Biol. Med., 99, 772—775 (1958).
564. *Desmedt J. E., Monaco P.*, Mode of action of the efferent olivo-cochlear bundle on the inner ear, Nature, 192, 1263—1265 (1961).
565. *Dethier V. G.*, The dioptric apparatus of lateral ocelli: II. Visual capacities of the ocellus, J. cell. comp. Physiol., 22, 115—126 (1943).
566. *Dethier V. G.*, The Physiology of Insect Senses, Methuen, London, 1963.
567. *Dethier V. G.*, Insects and the concept of motivation, Nebraska Symp. on Motivation, 1966, 105—136 (1966).
568. *Dethier V. G., Bodenstein D.*, Hunger in the blowfly, Z. Tierpsychol., 15, 129—140 (1958).
569. *Dethier V. G., Gelperin A.*, Hyperphagia in the blowfly, J. exp. Biol., 47, 191—200 (1967).
570. *Dethier V. G., Solomon R. L., Turner L. H.*, Sensory input and central excitation and inhibition in the blowfly, J. comp. physiol. Psychol., 60, 303—313 (1965).
571. *Dethier V. G., Solomon R. L., Turner L. H.*, Central inhibition in the blowfly, J. comp. physiol. Psychol., 66, 144—150 (1968).
572. *Deutsch J. A.*, The Structural Basis of Behaviour, Cambridge Univ. Press, London and University of Chicago, 1960.
573. *Deutsch J. A.*, A system for shape recognition, Psychol. Rev., 69, 492—500 (1962).
574. *Deutsch J. A., Deutsch D.*, Physiological Psychology, Dorsey Press, Homewood, Ill, 1966.
575. *De Vito J. L., Smith O. A.*, Effects of temperature and food deprivation on the random activity of *Macaca mulatta*, J. comp. physiol. Psychol., 52, 29—32 (1959).

576. *De Vore I.*, Primate Behaviour, Holt, Rinehart and Winston, New York, 1965.
577. *Dews P. B.*, The effect of multiple S$^{\Delta}$ periods on responding on a fixedinterval schedule, J. exp. Anal. Behav., 5, 369—374 (1962).
578. *Dewsbury D. A.*, A quantitative description of the behavior of rats during copulation, Behaviour, 29, 154—179 (1967).
579. *Dewsbury D. A.*, Changes in inter-intromission interval during uninterrupted copulation in rats, Psychon. Sci., 7, 177—178 (1967).
580. *Dewsbury D. A.*, Copulatory behavior in rats: changes as satiety is approached, Psychol. Rep., 22, 937—943 (1968).
581. *Dewson J. H.*, Efferent olivocochlear bundle: some relationships to noise masking and to stimulus attenuation, J. Neurophysiol., 30, 817—832 (1967).
582. *Dewson J. H.*, Efferent olivocochlear bundle: some relationships to stimulus discrimination in noise, J. Neurophysiol., 31, 122—130 (1968).
583. *Diamond M. C.*, *Law F.*, *Rhodes H.*, *Lindner B.*, *Rosenzweig M. R.*, *Krech D.*, *Bennett E. L.*, Increases in cortical depth and glia numbers in rats subjected to enriched environment, J. comp. Neurol., 128, 117—126 (1966).
584. *Di Cara L. V.*, *Miller N. E.*, Instrumental learning of vasomotor responses by rats: learning to respond differentially in the two ears, Science, 159, 1485—1486 (1968).
585. *Dieterlen F.*, Das Verhalten des syrischen Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse), Z. Tierpsychol., 16, 47—103 (1959).
586. *Dilger W. C.*, The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*, Z. Tierpsychol., 17, 649—685 (1960).
587. *Dilger W. C.*, The behavior of lovebirds, Sci. Amer., 206, 88—98 (1962).
588. *Dimond S. J.*, Effects of photic stimulation before hatching on the development of fear in chicks, J. comp. physiol. Psychol., 65, 320—324 (1968).
589. *Doane B. K.*, *Mahatoo W.*, *Heron W.*, *Scott T. H.*, Changes in perceptual function after isolation, Canad. J. Psychol., 13, 210—219 (1959).
590. *Dobrzecka C.*, *Szwejkowska G.*, *Konorski J.*, Qualitative versus directional cues in two forms of differentiation, Science, 153, 87—89 (1966).
591. *Dobzhansky Th.*, Genetics and the origin of species, Columbia Univ. Press, New York, 1941.
592. *Dobzhansky Th.*, *Ehrman L.*, *Kastritsis P. A.*, Ethological isolation between sympatric and allopatric species of the *obscura* group of *Drosophila*, Anim. Behav., 16, 79—87 (1968).
593. *Dodwell P. C.*, Coding and learning in shape discrimination, Psychol. Rev., 68, 373—382 (1961).
594. *Dodwell P. C.*, A test of two theories of shape discrimination, Q. J. exp. Psychol., 14, 65—70 (1962).
595. *Döhl J.*, Manipulierfähigkeit und «einsichtiges» Verhalten eines Schimpansen bei komplizierten Handlungsketten, Z. Tierpsychol., 23, 77—113 (1966).
596. *Dollard J.*, *Doob L. W.*, *Miller N. E.*, *Mowrer O. H.*, *Sears R. R.*, Frustration and Aggression, Yale Univ. Press, New Haven, 1939.
597. *Dollard J.*, *Miller N. E.*, Personality and Psychotherapy, McGraw-Hill, New York, 1950.
598. *Dolley W. L.*, *Wierda J. L.*, Relative sensitivity to light of different parts of the compound eye in *Eristalis tenax*, J. exp. Zool., 53, 129—139 (1929).
599. *Doty B. A.*, *Jones C. N.*, *Doty L. A.*, Learning-set formation by mink, ferrets, skunks and cats, Science, 155, 1579—1580 (1967).
600. *Doty R. W.*, Influence of stimulus pattern on reflex deglutition, Amer. J. Physiol., 166, 142—158 (1951).
601. *Doty R. W.*, In «Comprehensive Textbook of Psychiatry», Ed. A. M. Freedman and H. I. Kaplan, Williams and Willkins, Baltimore, 1967.
602. *Doty R. W.*, Neural organization of deglutition. In «Handbook of Physiology—Alimentary Canal, VI», Ed. W. Heidel, American Physiological Society, Washington, 1968.
603. *Doty R. W.*, *Bosma J. F.*, An electromyographic analysis of reflex deglutition, J. Neurophysiol., 19, 44—60 (1956).

604. *Doty R. W.*, *Giurgea C.*, Conditioned reflexes established by coupling electrical excitation of two cortical areas. In «Brain Mechanisms and Learning», Ed. A. Fessard, R. W. Gerard and J. Konorski, Thomas, Springfield, Ill., 1961.
605. *Doty R. W.*, *Richmond W. H.*, *Storey A. T.*, Effect of medullary lesions on coordination of deglutition, Exp. Neurol., **17**, 91—106 (1967).
606. *Douglas R. J.*, Cues for spontaneous alternation, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 171—183 (1966).
607. *Dowling J. E.*, *Boycott B. B.*, Organization of the primate retina: electron microscopy, Proc. Roy. Soc. Ser. B., **166**, 80—111 (1966).
608. *Doyle G.*, *Pratt Yule E.*, Grooming activities and freezing behavior in relation to emotionality in albino rats, Anim. Behav., **7**, 18—22 (1959).
609. *Draper W. A.*, A behavioural study of the home-cage activity of the white rat, Behaviour, **28**, 280—306 (1967).
610. *Draper W. A.*, *Bernstein I. S.*, Stereotyped behavior and cage size, Percept. and Mot. Skills, **16**, 231—234 (1963).
611. *Drees O.*, Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae), Z. Tierpsychol., **9**, 169—207 (1952).
612. *Drori D.*, *Folman Y.*, The sexual behaviour of male rats unmated to 16 months of age, Anim. Behav., **15**, 20—24 (1967).
613. *Duffy E.*, The concept of energy mobilization, Psychol. Rev., **58**, 30—40 (1951).
614. *Duffy E.*, Activation and Behavior, Wiley, New York, 1962.
615. *Dufort R. H.*, The rat's adjustment to 23-, 47-, and 71-hour food-deprivation schedules, Psychol. Rep., **14**, 663—669 (1964).
616. *Duncan C. J.*, *Sheppard P. M.*, Continuous and quantal theories of sensory discrimination, Proc. Roy. Soc. B., **158**, 343—363 (1963).
617. *Duncan C. P.*, The retroactive effect of electroshock on learning, J. comp. physiol. Psychol., **42**, 32—44 (1949).
618. *Duncan I. J. H.*, Wood-Gush D. (in prep.).
619. *Dunham D. W.*, Agonistic behavior in captive rose-breasted grosbeaks, *Pheucticus ludovicianus* (L.), Behaviour, **27**, 160—173 (1966).
620. *Dunham D. W.*, *Kortmulder K.*, *van Iersel J. J. A.*, Threat and appeasement in *Barbus stoliczkanus* (Cyprinidae), Behaviour, **30**, 15—26 (1968).
621. *Dürrwächter G.*, Untersuchungen über Phototaxis und Geotaxis einiger *Drosophila*-Mutanten nach Aufzucht in verschiedenen Lichtbedingungen, Z. Tierpsychol., **14**, 1—28 (1957).
622. *Dzimirski I.*, Untersuchungen über Bewegungssehen und Optomotorik bei Springspinnen (Salticidae), Z. Tierpsychol., **16**, 385—402 (1959).
623. *Eacker J. N.*, Behaviorally produced illumination change, J. comp. physiol. Psychol., **64**, 140—145 (1967).
624. *Earl R. W.*, Motivation, performance and extinction, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 248—251 (1957).
625. *Eayrs J. T.*, Spontaneous activity in the rat, Brit. J. Anim. Behav., **2**, 25—30 (1954).
626. *Edwards D. A.*, Mice: fighting by neonatally androgenized females, Science, **161**, 1027—1028 (1968).
627. *Efstathiou A.*, *Bauer J.*, *Greene M.*, *Held R.*, Altered reaching following adaptation to optical displacement of the hand, J. exp. Psychol., **73**, 113—120 (1967).
628. *Egger M. D.*, *Flynn J. P.*, Effects of electrical stimulation of the amygdala on hypothalamically elicited attack behavior in cats, J. Neurophysiol., **26**, 705—720 (1963).
629. *Ehrlich A.*, Effects of tegmental lesions on motivated behavior in rats, J. comp. physiol. Psychol., **56**, 390—396 (1963).
630. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jungendentwicklung des Eichhörnchens, Z. Tierpsychol., **8**, 370—400 (1951).
631. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Nahrungserwerb und Beuteschema der Erdkröte *(Bufo bufo* L.*)*, Behaviour, **4**, 1—35 (1951).

632. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Gefangenschaftsbeobachtungen an der persischen Wüstenmaus (*Meriones persicus persicus* Blanford): Ein Beitrag zur vergleichenden Ethologie der Nager, Z. Tierpsychol., 8, 400—423 (1951).
633. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.), Z. Tierpsychol., **10**, 204—254 (1953).
634. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Angeborenes und Erworbenes im Nestbauverhalten der Wanderratte, Naturwiss., **42**, 633—634 (1955).
635. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Der Kommentkampf der Meerechse (*Amblyrhynchus cristatus* Bell) nebst einigen Notizen zur Biologie dieser Art, Z. Tierpsychol., **12**, 49—62 (1955).
636. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Das Verhalten der Nagetiere, Handb. Zool. Berlin, **8**, 12, 10 (1958).
637. *Eibl-Eibersfeldt I.*, The interactions of unlearned behaviour patterns and learning in mammals. In «Brain Mechanisms and Learning», Ed. J. F. Delafresnaye, C. I. O. M. S. Symp., Blackwell, Oxford, 1961.
638. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Die Verhaltensentwicklung des Krallenfrosches *(Xenopus laevis)* und des Scheibenzünglers *(Discoglossus pictus)* unter besonderer Berücksichtigung der Beutefanghandlungen, Z. Tierpsychol., **19**, 385—393 (1962).
639. *Eibl-Eibesfeldt I.*, Angeborenes und Erworbenes im Verhalten einiger Säuger; Z. Tierpsychol., **20**, 705—754 (1963).
640. *Eibl-Eibesfeldt I.*,Concepts of ethology and their significance in the study of human behavior. In Stevenson et al. (1967).
641. *Eibl-Eibesfeldt I.*, *Kramer S.*, Ethology, the comparative study of animal behavior, Quart. Rev. Biol., **33**, 181—211 (1958).
642. *Eichengreen J. M.*, *Coren S.*, *Nachmias J.*, Visual-cliff preference by infant rats: effects of rearing and test conditions, Science, **151**, 830—831 (1966).
643. *Eikmanns K. H.*, Verhaltensphysiologische Untersuchungen über den Beutefang und das Bewegungssehen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.), Z. Tierpsychol., **12**, 229—253 (1955).
644. *Eisner E.*, The relationship of hormones to the reproductive behaviour of birds, referring especially to parental behaviour: a review, Anim. Behav., **8**, 155—179 (1960).
645. *Elliott O.*, *King J. A.*, Effect of early food deprivation upon later consummatory behavior in puppies, Psychol. Rep., **6**, 391—400 (1960).
646. *Ellis P. E.*, Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.), Behaviour, 5, 225—258 (1953).
647. *Ellis P. E.*, The behaviour of locusts in relation to phases and species, Colloques internationaux du centre national de la recherche scientifique, Paris, **114**, 123—143 (1962).
648. *Ellis P. E.*, Changes in the social aggregation of locust hoppers with changes in rearing conditions, Anim. Behav., **11**, 152—160 (1963).
649. *Ellis P. E.*, Marching and colour in locust hoppers in relation to social factors, Behaviour, **23**, 177—192 (1964).
650. *Ellison G. D.*, *Konorski J.*, Separation of the salivary and motor responses in instrumental conditioning, Science, **146**, 1071—1072 (1964).
651. *Emlen S. T.*, Migratory orientation in the indigo bunting, *Passerina cyanea*, I and II, Auk, **84**, 309—342; 463—489 (1967).
652. *Engelmann C.*, Versuche über den Geschmackssinn des Huhns, Z. Tierpsychol., **4**, 204—218 (1941).
653. *Engen T.*, *Lipsitt L. P.*, Decrement and recovery of responses to olfactory stimuli in the human neonate, J. comp. physiol. Psychol., **59**, 312—316 (1965).
654. *Epstein A. N.*, Reciprocal changes in feeding behavior produced by intrahypothalamic chemical injections, Amer. J. Physiol., **199**, 969—974 (1960).
655. *Epstein A. N.*, Oropharyngeal factors in feeding and drinking, Handb. Physiol., **6**, I, 197—218 (1967).

656. *Epstein A. N., Teitelbaum P.*, Regulation of food intake in the absence of taste, smell, and other oropharyngeal sensations, J. comp. physiol. Psychol., 55, 753—759 (1962).
657. *Epstein A. N., Teitelbaum P.*, Specific loss of hypoglycemic control of feeding in recovered lateral rats, Amer. J. Physiol., **213**, 1159—1167 (1967).
658. *Erickson C. J., Bruder R. H., Komisaruk B. R., Lehrman D. S.*, Selective inhibition by progesterone of androgen-induced behavior in male ring doves *(Streptopelia risoria)*, Endocrin., 81, 39—44 (1967).
659. *Erickson R. P.*, Sensory neural patterns and gustation. In «Int. Symp. Olfaction and Taste», Proc. 1, Pergamon, New York, 1963.
660. *Estes W. K.*, Discriminative conditioning: I. A discriminative property of conditioned anticipation, J. exp. Psychol., 32, 150—155 (1942).
661. *Estes W. K.*, Discriminative conditioning: II. Effects of a Pavlovian conditioned stimulus upon a subsequently established operant response, J. exp. Psychol., 38, 173—177 (1948).
662. *Estes W. K.*, The statistical approach to learning theory. In Koch (1959).
663. *Estes W. K., Koch S., McCorquodale K., Meehl P. E., Mueller C. G., Schoenfeld W. N., Verplanck W. S.*, Modern Learning Theory, Appleton-Century-Crofts, New York, 1954.
664. *Etienne A. S.*, Die Beantwortung von Flimmerfrequenzen durch die Libellenlarve *Aeschna cyanea* M., Z. vergl. Physiol., **61**, 34—40 (1968).
665. *Evans C. S., Goy R. W.*, Social behaviour and reproductive cycles in captive ring-tailed lemurs *(Lemur catta)*, J. Zool., **156**, 181—198 (1968).
666. *Evans D. R., Browne L. B.*, The physiology of hunger in the blowfly, Amer. Midl. Nat., **64**, 282—300 (1960).
667. *Evans R. M.*, Early aggressive responses in domestic chicks, Anim. Behav., **16**, 24—28 (1967).
668. *Ewer R. F.*, Suckling behaviour in kittens, Behaviour, **15**, 146—162 (1959).
669. *Ewer R. F.*, Further observations on suckling behaviour in kittens, together with some general considerations of the interrelations of innate and acquired responses, Behaviour, **17**, 247—260 (1961).
670. *Ewert J.-P.*, Untersuchungen über die Anteile zentralnervöser Aktionen an der taxisspezifischen Ermüdung beim Beutefang der Erdkröte *(Bufo bufo* L.), Z. vergl. Physiol., **57**, 263—298 (1967).
671. *Ewert J.-P.*, Die Einfluss von Störreizen auf die Antwortbereitschaft bei der Richtbewegung der Erdkröte (*Bufo bufo* L.), Z. Tierpsychol., **24**, 298—312 (1967).
672. *Ewert J.-P., Birukow G.*, Über den Einfluss des Zentralnervensystems auf die Ermüdbarkeit der Richtbewegung im Beuteschema der Erdkröte (*Bufo bufo* L.), Naturwiss., 52, 68—69 (1965).
673. *Ewing A. W., Manning A.*, The evolution and genetics of insect behaviour, Ann. Rev. Entomol., **12**, 471—494 (1967).
674. *Faber A.*, Die Laut-und Gebärdensprache bei Insekten. Orthopetera I, Mitt. Staatl. Mus. Naturk. Stuttgart, 287, 1—198 (1953).
675. *Fabricius E.*, Zur Ethologie junger Anatiden, Acta Zool. Fenn., **68**, 1—178 (1951).
676. *Fabricius E.*, Some aspects of imprinting in birds, Sym. Zool. Soc. Lond., **8**, 139—148 (1962).
677. *Fabricius E., Boyd H.*, Experiments on the following-reaction of ducklings, Rep. Wildfowl Trust, 1952—1953, 84—89 (1954).
678. *Fabricius E., Gustafson K.-J.*, Further aquarium observations on the spawning behavior of the Char, *Salmo alpinus* L. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, Rep. No. 35, 58—104 (1954).
679. *Fabry K. E.*, The importance of the intraband manipulating activity of monkeys in their colonies, Proc. 18th Int. Cong. Psychol., **1**, 209—214 (1966).
680. *Falls J. B.*, Properties of bird song eliciting responses from territorial males, Proc. 13th Int. Orn. Cong., **1**, 259—271 (1963).
681. *Falls J. B.*, Functions of territorial song in the white-throated sparrow. In Hinde (1969).

682. *Fantz R. L.*, Form preferences in newly hatched chicks, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 422—430 (1957).
683. *Fantz R. L.*, Pattern vision in young infants, Psychol. Rec., **8**, 43—47 (1958).
684. *Fantz R. L.*, Ontogeny of Perception. In Schrier et al. (1961).
685. *Fantz R. L.*, Visual perception and experience in early infancy. In Stevenson et al. (1967).
686. *Farner D. S.*, The control of avian reproductive cycles. In Proc. XIV. Int. Ornith. Cong., 107—134, Ed. D. W. Snow, Blackwell, Oxford, 1966.
687. *Farris H. E.*, Classical conditioning of courting behavior in the Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*, J. exp. Anal. Behav., **10**, 213—217 (1967).
688. *Faure J. C.*, The phases of locusts in South Africa, Bull. ent. Res., **23**, 293—405 (1932).
689. *Fehrer E.*, The effects of hunger and familiarity of locale on exploration, J. comp. physiol. Psychol., **49**, 549—552 (1956).
690. *Feldberg W.*, *Myers R. D.*, Changes in temperature produced by microinjections of amines into the anterior hypothalamus of cats, J. Physiol., **177**, 239—245 (1965).
691. *Feldman S. M.*, *Waller J. H.*, Dissociation of electro-cortical activation and behavioral arousal, Nature, **196**, 1320—1322 (1962).
692. *Fentress J. C.*, Interrupted ongoing behaviour in two species of vole (*Microtus agrestis* and *Clethrionomys britannicus*) I and II, Anim. Behav., **16**, 135—167 (1968).
693. *Ferguson D. E.*, *Landreth H. F.*, Celestial orientation of Fowler's toad *Bufo fowleri*, Behaviour, **26**, 105—123 (1966).
694. *Ferguson D. E.*, *Landreth H. F.*, *McKeown J. P.*, Sun compass orientation of the Northern cricket frog, *Acris crepitans*, Anim. Behav., **15**, 45—53 (1967).
695. *Fernández-Guardiola A.*, *Roldán E.*, *Fanjal M. L.*, *Castells C.*, Role of the pupillary mechanism in the process of habituation of the visual pathways, Electroenceph. clin. Neurophysiol., **13**, 564—576 (1961).
696. *Ferster C. B.*, *Skinner B. F.*, Schedules of Reinforcement, Appleton-Century-Crofts, New York, 1957.
697. *Feshbach S.*, The function of aggression and the regulation of aggressive drive, Psychol. Rev., **71**, 257—272 (1964).
698. *Ficken M. S.*, *Dilger W. C.*, Comments on redirection with examples of avian copulations with substitute objects, Anim. Behav., **8**, 219—222 (1960).
699. *Fidura F. G.*, *Gray J. A.*, Visual discrimination of color, pattern, and form in the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*), Psychon. Sci., **5**, 427—428 (1966).
700. *Fiedler K.*, Vergleichende Verhaltensstudien an Seenadeln, Schlangennadeln und Seepferdchen, Z. Tierpsychol., **11**, 358—416 (1954).
701. *Fiedler K.*, Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung *Crenilabrus* (Labridae, Perciformes), Z. Tierpsychol., **21**, 521—591 (1964).
702. *Finch G.*, Salivary conditioning in atropinized dogs, Amer. J. Physiol., **124**, 136—141 (1938).
703. *Finger F. W.*, Effect of food deprivation on running-wheel activity in naive rats, Psychol. Rep., **16**, 753—757 (1965).
704. *Fischer G. J.*, Auditory stimuli in imprinting, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 271—273 (1966).
705. *Fischer G. J.*, *Campbell G. L.*, The development of passive avoidance conditioning in Leghorn chicks, Anim. Behav., **12**, 268—269 (1964).
706. *Fischer H.*, Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*), Z. Tierpsychol., **22**, 247—304 (1965).
707. *Fischer K.*, Untersuchungen zur Sonnenkompassorientierung und Laufaktivität von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis* Laur.), Z. Tierpsychol., **18**, 450—470 (1961).
708. *Fisher A. E.*, Maternal and sexual behavior induced by intracranial chemical stimulation, Science, **124**, 228—229 (1956).

709. *Fisher A. E.*, Effects of stimulus variation and sexual satiation in the male rat, J. comp. physiol. Psychol., 55, 614—620 (1962).
710. *Fisher A. E., Hale E. B.*, Stimulus determinants of sexual and aggressive behaviour in male domestic fowl, Behaviour, **10**, 309—323 (1956—1957).
711. *Flanagan J.*, Galvanic skin response: emotion or attention? Proc. 75th Ann. Conv., Amer. Psychol. Ass., 7—8 (1967).
712. *Floyd N. E., Welford A. T.*, Ergonomics Symposium on Fatigue H. K. Lewis, London, 1953.
713. *Flynn J. P., Jerome E. A.*, Learning in an automatic multiple-choice box with light as incentive, J. comp. physiol. Psychol., 45, 336—340 (1952).
714. *Folman Y., Drori D.*, Normal and aberrant copulatory behaviour in male rats *(R. norvegicus)* reared in isolation, Anim. Behav., 13, 427—429 (1965).
715. *Fonberg E.*, The motivational role of the hypothalamus in animal behaviour, Acta Biol. Exper., 27, 303—318 (1967).
716. *Forgays D. G., Forgays J. W.*, The nature of the effect of free-environmental experience in the rat, J., comp. physiol. Psychol., 45, 322—328 (1952).
717. *Forgays D. G., Levin H.*, Learning as a function of change of sensory stimulation in food-deprived and food-satiated animals, J. comp. physiol. Psychol., 51, 50—54 (1958).
718. *Forgays D. G., Levin H.*, Discrimination and reversal learning as a function of change of sensory stimulation, J. comp. physiol. Psychol., 52, 191—194 (1959).
719. *Forgays D. G., Read J. M.*, Crucial periods for free-environmental experience in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 55, 816—818 (1962).
720. *Forgus R. H.*, Early visual and motor experience as determiners of complex maze-learning ability under rich and reduced stimulation, J. comp. physiol. Psychol., **48**, 215—220 (1955).
721. *Forgus R. H.*, The interaction between form pre-exposure and test reguirements in determining form discrimination, J. comp. physiol. Psychol., 51, 588—591 (1958).
722. *Forselius S.*, Studies of Anabantid fishes: I, II and III, Zool. bidrag fran Uppsala, 32, 97—597 (1957).
723. *Fowler H.*, Facilitation and inhibition of performance by punishment: the effects of shock intensity and distribution of trials, J. comp. physiol. Psychol., 56, 531—538 (1963).
724. *Fowler H.*, Satiation and curiosity. In «Psychology of Learning and Motivation», Ed. K. W. and J. T. Spence, Academic Press, New York, 1967.
725. *Fowler H., Whalen R. E.*, Variation in incentive stimulus and sexual behavior in the male rat, J. comp. physiol. Psychol., 54, 68—71 (1961).
726. *Fox M. W.*, Neuro-behavioral ontogeny. A synthesis of ethological and neurophysiological concepts, Brain Research, **2**, 3—20 (1962).
727. *Fox M. W., Inman O., Glisson S.*, Age differences in central nervous effects of visual deprivation in the dog, Developmental Psychobiology, **1**, 48—54 (1968).
728. *Fox M. W., Spencer J. W.*, Development of the delayed response in the dog, Anim. Behav., 15, 162—168 (1967).
729. *Fox M. W., Stelzner D.*, Behavioural effects of differential early experience in the dog, Anim. Behav., 14, 273—281 (1966).
730. *Fox M. W., Stelzner D.*, The effects of early experience on the development of inter and intraspecies social relationships in the dog, Anim. Behav., 15, 377—386 (1967).
731. *Fox S. S.*, Self-maintained sensory input and sensory deprivation in monkeys: a behavioral and neuropharmacological study, J. comp. physiol. Psychol., 55, 438—444 (1962).
732. *Fox W.*, Behavioral and evolutionary significance of the abnormal growth of beaks of birds, Condor, 54, 160—162 (1952).
733. *Fraenkel G. S., Gunn D. L.*, The Orientation of Animals, Clarendon Press, Oxford, 1940.

734. *Franck D.*, Möglichkeiten zur vergleichenden Analyse auslösender und richtender Reize mit Hilfe des Attrapenversuchs, ein Vergleich der Successiv- und Simultanmethode, Behaviour, **27**, 150—159 (1966).
735. *Franck D.*, Weitere Untersuchungen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Xiphophorus* (Pisces), Behaviour, **30**, 76—95 (1968).
736. *Franken R. E.*, Stimulus change, exploration and latent learning, J. comp. physiol. Psychol., 64, 301—307 (1967).
737. *Franzisket L.*, Untersuchungen zur Spezifität und Kumulierung der Erregungsfähigkeit und zur Wirkung einer Ermüdung in der Afferenz bei Wischbewegungen des Rückenmarksforsches, Z. vergl. Physiol., 34, 525—538 (1953).
738. *Franzisket L.*, Zentralnervöse Steuerung des peripheren Nervenwachstums, Verh. Deutsch. Zool. Gesell. Münster, **8**, 139—145 (1959).
739. *Franzisket L.*, Characteristics of instinctive behaviour and learning in reflex activity of the frog, Anim. Behav., **11**, 318—324 (1963).
740. *Fredericson E.*, Competition: the effects of infantile experience upon adult behavior, J. abnorm. soc. Psychol., 46, 406—409 (1951).
741. *Fredericson E.*, Perceptual homeostasis and distress vocalization in puppies, J. Personal, 20, 472—477 (1952).
742. *Free J. B.*, A study of the stimuli which release the food-begging and offering responses of worker honeybees, Brit. J. Anim. Behav., 4, 94—101 (1956).
743. *Free J. B.*, The stimuli releasing the stinging response of honeybees, Anim. Behav., **9**, 193—196 (1961).
744. *Freedman D. G.*, Smiling in blind infants and the issue of innate vs ascquired, J. Child Psychol. Psychiatr., 5, 171—184 (1964).
745. *Freedman S. J.*, Sensory deprivation: facts in search of a theory, J. nerv. ment. Dis., 132, 17—21 (1961).
746. *Freud S.*, Instincts and Their Vicissitudes, Coll. Papers Vol. IV, Hogarth, London, 1915.
747. *Frisch K. von*, Bees, their Vision, Chemical Senses and Language, Ithaca, New York, 1950.
748. *Frisch K. von*, Aus dem Leben der Bienen, (1953). Из. Karl von Frisch «The Dancing Bees», Methuen, London, 1954.
749. *Frisch O. von*, Zur Biologie des Zwergchamäleons *(Microsaurus punilus)*, Z. Tierpsychol., **19**, 276—289 (1962).
750. *Fromme A.*, An experimental study of the factors of maturation and practice in the behavioural development of the embryo of the frog, *Rana pipiens*, Genet., Psychol. Monogr., **24**, 219—256 (1941).
751. *Fromme H. G.*, Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Kleinvögel *(Erithacus rubecula, Sylvia communis)*, Z. Tierpsychol., 18, 205—220 (1961).
752. *Fuller J. L., Clark L. D.*, Genetic and treatment factors modifying the postisolation syndrome in dogs, J. comp. physiol. Psychol., 61, 251—257 (1966).
753. *Fuller J. L., Clark L. D.*, Effects of rearing with specific stimuli upon postisolation behavior in dogs, J. comp. physiol. Psychol., 61, 258—263 (1966).
754. *Fuller J. L., Thompson R. W.*, Behavior Genetics, Wiley, New York, 1960.
755. *Fuortes M. G. F.*, Electrical activity of cells in the eye of Limulus, Amer. J. Ophthal., 46, 210 (1958).
756. *Furchtgott E., Cureton E. E.*, Factor analysis of emotionality and conditioning in mice, Psychol. Rep., **15**, 787—794 (1964).
757. *Fuster J. M.*, Effects of stimulation of brain stem on tachistoscopic perception, Science, **127**, 150 (1958).
758. *Galambos R.*, Suppression of auditory nerve activity by stimulation of efferent fibres to cochlea, J. Neurophysiol., **19**, 424—437 (1956).
759. *Galambos R.*, Electrical correlates of conditioned learning. In the "Central Nervous System and Behaviour, I", Ed. M. A. B. Brazier, Macy Foundation, New York, 1959.
760. *Galambos R.*, Studies of the auditory system with implanted electrodes. In "Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems", Ed. G. L. Rasmussen and W. F. Windle, Thomas, Springfield, Ill., 1960.

761. *Galambos R., Davis H.*, Inhibition of activity in single auditory nerve fibers by acoustic stimulation, J. Neurophysiol., 7, 287—303 (1944).
762. *Galambos R., Sheatz G., Vernier V. G.*, Electrophysiological correlates of a conditioned response in cats, Science, 123, 376—377 (1956).
763. *Gallistel C. R.*, Motivating effects in self-stimulation. J. comp. physiol. Psychol., 62, 95—101 (1966).
764. *Ganz L., Riesen A. H.*, Stimulus generalization to hue in the darkreared macaque, J. comp. physiol. Psychol., 55, 92—99 (1962).
765. *Ganz L., Wilson P. D.*, Innate generalization of a form discrimination without contouring eye movements, J. comp. physiol. Psychol., 63, 258—269 (1967).
766. *Gard C., Hard E., Larsson K., Petersson V.-A.*, The relationship between sensory stimulation and gross motor behaviour during the postnatal development in the rat, Anim. Behav., 15, 563—567 (1967).
767. *Gardner B. T.*, Hunger and sequential responses in the hunting behavior of Salticid spiders, J. comp. physiol. Psychol., 58, 167—173 (1964).
768. *Gastaut H., Jus A., Jus C., Morrell F., van Leeuwen W. S., Dongier S., Naquet R., Regis H., Roger A., Bekkering D., Kamp A., Werre J.*, Étude topographique des réactions électroencéphalographiques conditionnées chez l'homme, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 9, 1—34 (1957).
769. *Gauss G. H.*, Ein Beitrag zur Kenntnis des Balzverhaltens einheimischer Molche, Z. Tierpsychol., 18, 60—66 (1961).
770. *Gauthier-Pilters H.*, Einige Beobachtungen zum Droh-, Angriffs- und Kampfverhalten des Dromedarhengstes, sowie über Geburt und Verhaltensentwicklung des Jungtieres, in der nordwestlichen Sahara, Z. Tierpsychol., **16**, 593—604 (1959).
771. *Gaze R. M., Jacobson M.*, "Converxity detectors" in the frog's visual system, J. Physiol., 169, 1P—3P (1963).
772. *Gaze R. M., Jacobson M.*, A study of the retinotectal projection during regeneration of the optic nerve in the frog, Proc. Roy. Soc., B, **157**, 420—448 (1963).
773. *Gaze R. M., Jacobson M., Székely G.*, The retinotectal projection in *Xenopus* with compound eyes, J. Physiol., **165**, 484—499 (1963).
774. *Gaze R. M., Jacobson M., Székely G.*, On the formation of connexions by compound eyes in *Xenopus*, J. Physiol., **176**, 409—417 (1965).
775. *Gaze R. M., Watson W. E.*, Cell division and migration in the brain after optic, nerve lesions. In "Growth of the Nervous System", Ed. G. E. W. Wolstenholme and M. O'Connor, Churchill, London, 1968.
776. *Geisler M.*, Untersuchungen zur Tagesperiodik des Mictkäfers *Geotrupes silvaticus* Panz, Z. Tierpsychol., **18**, 389—420 (1961).
777. *Geist V.*, On the behaviour of the North American Moose (*Alces alces andersoni* Peterson 1950) in British Columbia, Behaviour, **20**, 377—416 (1963).
778. *Geist V.*, The evolution of horn-like organs, Behaviour, **27**, 175—214 (1966).
779. *Gelperin A.*, Investigations of a foregut receptor essential to taste threshold regulation in the blowfly, J. insect Physiol., **12**, 829—841 (1966).
780. *Gelperin A., Dethier V. G.*, Long-term regulation of sugar intake by the blowfly, Physiol. Zool., 40, 218—228 (1967).
781. *Gerall A. A.*, An exploratory study of the effect of social isolation variables on the sexual behaviour of male guinea pigs, Anim. Behav., **11**, 274—282 (1963).
782. *Gerall A. A.*, Hormonal factors influencing masculine behavior of female guineapigs, J. comp. physiol. Psychol., 62, 365—369 (1966).
783. *Gerall A. A., Hendricks S. E., Johnson L. L., Bounds T. W.*, Effects of early castration in male rats on adult sexual behavior, J. comp. physiol. Psychol., **64**, 206—212 (1967).
784. *Gerall A. A., Ward I. L.*, Effects of prenatal exogenous androgen on the sexual behavior of the female albino rat, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 370—375 (1966).
785. *Gerall H. D., Ward I. L., Gerall A. A.*, Disruption of the male rat's sexual behaviour induced by social isolation, Anim. Behav., 15, 54—58 (1967).

786. *Gerard R. W.*, The fixation of experience. In "Brain Mechanisms and Learning", Ed. J. E. Delafresnaye, C. I. O. M. S. Symposium, Oxford Univ. Press, 1961.
787. *Gerard R. W., Marshall W. H., Saul L. J.*, Electrical activity of the cat's brain, A. M. A. Arch. Neurol. Psychiat., 36, 675—738 (1936).
788. *Gernandt B.*, Response of mammalian vestibular neurons to horizontal rotation and caloric stimulation, J. Neurophysiol., 12, 173—184 (1949).
789. *Gesell A.*, The ontogenesis of infant behaviour. In "Manual of Child Psychology", Ed. L. Carmichael, New York, 1954.
790. *Ghent L.*, Somo effects of deprivation on eating and drinking behavior, J., comp. physiol. Psychol., 50, 172—176 (1957).
791. *Gibb J.*, Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest, Ibis, 96, 513—543 (1954).
792. *Gibb J. A.*, L. Tinbergen's hypothesis of the role of specific search images, Ibis, 104, 106—111 (1962).
793. *Gibson E. J., Walk R. D.*, The effect of prolonged exposure to visually presented patterns on learning to discriminate them, J. comp. physiol. Psychol., 49, 239—242 (1956).
794. *Gibson E. J., Walk R. D., Pick H. L., Tighe T. J.*, The effect of prolonged exposure to visual patterns on learning to discriminate similar and different patterns, J. comp. physiol. Psychol., 51, 584—587 (1958).
795. *Gibson E. J., Walk R. D., Tighe T. J.*, Enhancement and deprivation of visual stimulation during rearing as factors in visual discrimination learning, J. comp. physiol. Psychol., 52. 74—81 (1959).
796. *Gibson J. J.*, The Perception of the Visual World. Houghton Mifflin, Cambridge, Mass., 1950.
797. *Gibson J. J.*, Perception as a function of stimulation. In Koch (1959).
798. *Gibson J. J., Gibson E. J.*, Perceptual learning; differentiation or enrichment? Psychol. Rev., 62, 32—41. See also Psychol. Rev., 62, 447—450 (1955).
799. *Gideiri Y. B. A.*, The behaviour and neuro-anatomy of some developing teleost fishes, J. Zool. Lond., 149, 215—241 (1966).
800. *Giebel H.-D.*, Visuelles Lernvermögen bei Einhufern, Zool. Jahrb., 67, 487—520 (1958).
801. *Ginsburg B., Allee W. C.*, Some effects of conditioning on social dominance and subordination in inbred strains of mice, Physiol, Zool., 15. 485—506 (1942).
802. *Ginsburg N.*, Conditioned vocalization in the budgerigar, J. comp. physiol. Psychol., 53, 183—186 (1960).
803. *Girdner J. B.*, An experimental analysis of the behavioural effects of a perceptual consequence unrelated to organic drive states, Amer. Psychol., 8, 354—355 (1953).
804. *Glanzer M.*, Stimulus satiation: an explanation of spontaneous alternation and related phenomena, Psychol. Rev., 60, 257—269 (1953).
805. *Glanzer M.*, The role of stimulus satiation in spontaneous alternation, J. exp. Psychol., 45, 387—393 (1953).
806. *Glanzer M.*, Curiosity, exploratory drive, and stimulus satiation, Psychol. Bull., 55, 302—315 (1958).
807. *Glickman S. E., Hartz K. E.*, Exploratory behaviour in several species of rodents, J. comp. physiol. Psychol., 58, 101—104 (1964).
808. *Glickman S. E., Schiff B.*, A biological theory of reinforcement, Psychol. Rev., 74, 81—109 (1967).
809. *Goethe F.*, Vergleichende Beobachtungen zum Verhalten der Silbermöwe *(Larus argentatus)* und der Heringsmöwe *(Larus fuscus)*, Proc. XI. Int. Orn. Congr., 577—582 (1954).
810. *Goldberg J. M., Greenwood D. D.*, Response of neurons of the dorsal and posteroventral nuclei of the cat to acoustic stimuli of long duration, J. Neurophysiol., 29, 72—93 (1966).
811. *Goldman P. S.*, Conditioned emotionality in the rat as a function of stress in infancy, Anim. Behav., 13, 434—442 (1965).

812. *Goldman P. S.*, The relationship between amount of stimulus input in infancy and subsequent emotionality; monotonic or curvilinear? Ann. N. Y. Acad. Sci. (1969).
813. *Goldstein S. R.*, Mirror image as a reinforcer in Siamese fighting fish: a repetition with additional controls, Psychon. Sci., **7**, 331—332 (1967).
814. *Gonzalez R. C.*, *Behrend E. R.*, *Bitterman M. E.*, Partial reinforcement in the fish: experiments with spaced trials and partial delay, Amer. J. Psychol., **78**, 198—207 (1965).
815. *Gonzalez R. C.*, *Bitterman M. E.*, Partial reinforcement effect in the goldfish as a function of amount of reward, J. comp. physiol. Psychol., 64, 163—167 (1967).
816. *Goodhart C. B.*, The evolutionary significance of human hair patterns and skin colouring, Advanc. Sci., **17**, 53—59 (1960).
817. *Goodman I. J.*, *Brown J. L.*, Stimulation of positively and negatively reinforcing sites in the avian brain, Life Sciences, 5, 693—704 (1966).
818. *Goodman L. J.*, The role of certain optomotor reations in regulating stability in the rolling plane during flight in the desert locust, *Schistocerca gregaria*, J. exp. Biol., **42**, 385—408 (1965).
819. *Goodrich C. L.*, Activity and exploration as a function of age and deprivation, J. genet. Psychol., **108**, 239—252 (1966).
820. *Goodrich E. S.*, Studies on the Structure and Development of Vertebrates, Macmillan, London, 1930.
821. *Gordon G.*, *Jukes M. G. M.*, Correlation of different excitatory and inhibitory influences on cells in the nucleus gracilis of the cat, Nature, **196**, 1183—1185 (1962).
822. *Gordon G.*, *Manson J. R.*, Cutaneous receptive fields of single nerve cells in the thalamus of the cat, Nature, **215**, 597—599 (1967).
823. *Górska T.*, *Jankowska E.*, The effect of deafferentation on instrumental (Type II) conditioned reflexes in dogs, Acta Biol. Exp., **21**, 219—234 (1961).
824. *Górska T.*, *Jankowska E.*, *Kozak W.*, The effect of deafferentation on instrumental (Type II) cleaning reflex in cats, Acta Biol. Exp., **21**, 207—217 (1961).
825. *Gossette R. L.*, Successive discrimination reversal (SDR) performances of four avian species on a brightness discrimination task, Psychon. Sci., 8, 17—18 (1967).
826. *Gossette R. L.*, *Gossette M. F.*, *Riddell W.*, Comparisons of successive discrimination reversal performances among closely and remotely related avian species, Anim. Behav., **14**, 560—564 (1966).
827. *Gottlieb G.*, Developmental age as a baseline for determination of the critical period in imprinting, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 422—427 (1961).
828. *Gottlieb G.*, A naturalistic study of imprinting in wood ducklings *(Aix sponsa)*, J. comp. physiol. Psychol., 56, 86—91 (1963).
829. *Gottlieb G.*, Imprinting in relation to parental and species identification by avian neonates, J. comp. physiol. Psychol., 59, 345—356 (1965).
830. *Gottlieb G.*, Species identification by avian neonates: contributory effect of perinatal auditory stimulation, Anim. Behav. **14**, 282—290 (1966).
831. *Gottlieb G.*, Prenatal behavior of birds, Quart, Rev. Biol., **43**, 148—174 (1968).
832. *Gottlieb G.*, Species recognition in ground-nesting and hole-nesting ducklings, Ecology, 49, 87—95 (1968).
833. *Gottlieb G.*, *Klopfer P. H.*, The relation of developmental age to auditory and visual imprinting, J. comp. physiol. Psychol., **55**, 821—826 (1962).
834. *Gottlieb G.*, *Kuo Z. Y.*, Development of behavior in the duck embryo, J., comp. physiol. Psychol., 59, 183—188 (1965).
835. *Gottlieb G.*, *Simner M. L.*, Auditory versus visual flicker in the directing the approach response of domestic chicks, J. comp. physiol. Psychol., **67**, 58—63 (1969).
836. *Goy R. W.*, Organizing effects of androgen on the behaviour of rhesus monkeys. In "Endocrinology and Human Behaviour", Ed. R. P. Michael, Oxford Univ. Press, 1968.

837. *Goy R. W., Young W. C.*, Strain differences in the behavioural responses of female guineapigs to alpha-estradiol benzoate and progesterone, Behaviour, **10**, 340—354 (1956—1957).
838. *Graff H., Stellar E.*, Hyperphagia, obesity and finickiness, J. comp. physiol. Psychol., **55**, 418—424 (1962).
839. *Graham-Brown T.*, The intrinsic factors in the act of progression in the mammal, Proc. Roy. Soc. B., **84**, 308—319 (1911).
840. *Granit R.*, The Sensory Mechanisms of the Retina, Oxford Univ. Press, 1947.
841. *Granit R.*, Receptors and Sensory Perception, Yale Univ. Press, New Haven, 1955.
842. *Granit R.*, Centrifugal and antidromic effects on ganglion cells retina, J. Neurophysiol., **18**, 388—411 (1955).
843. *Granit R., Kaada B. R.*, Influence of stimulation of central nervous structures on muscle spindles in cat, Acta physiol. scand., **27**, 130—160 (1952).
844. *Grant E. C.*, An analysis of the social behaviour of the male laboratory rat, Behaviour, **21**, 260—281 (1963).
845. *Grant E. C., Mackintosh J. H.*, A comparison of the social postures of some common laboratory rodents, Behaviour, **21**, 256—259 (1963).
846. *Graue L. C.*, Experience effect on initial orientation in pigeon homing, Anim. Behav., **13**, 149—153 (1965).
847. *Gray J.*, The role of peripheral sense organs during locomotion in the vertebrates, Sym. Soc. exp. Biol., **4**, 112—126 (1950).
848. *Gray J., Lissmann H. W.*, Further observations on the effect of deafferentation on the locomotory activity of amphibian limbs, J. exp. Biol., **23**, 121—132 (1946).
849. *Gray J., Lissmann H. W.*, The coordination of limb movements in the amphibia, J. exp. Biol., **23**, 133—142 (1946).
850. *Gray J., Lissmann H. W.*, The effect of labyrinthectomy on the coordination of limb movements in the toad, J. exp. Biol., **24**, 36—40 (1947).
851. *Gray J., Sand A.*, The locomotory rhythm of the dogfish *(Scyllium canicula)*, J. exp. Biol., **13**, 200—209 (1936).
852. *Gray J., Sand A.*, Spinal reflexes of the dogfish, *Scyllium canicula*, J. exp. Biol., 13. 210—218 (1936).
853. *Gray J. A., Levine S., Broadhurst P. L.*, Gonadal hormone injections in infancy and adult emotional behaviour, Anim. Behav., **13**, 33—45 (1965).
854. *Gray P. H.*, The releasers of imprinting: differential reactions to colors as a function of maturation, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 597—601 (1961).
855. *Green G. W.*, The control of spontaneous locomotor activity in *Phormia regina* I and II, J. insect Physiol., 10, 711—752 (1964).
856. *Green M., Green R., Carr W. J.*, The hawk-goose phenomenon: a replication and an extension, Psychon. Sci., 4, 185—186 (1966).
857. *Greenberg* B., Parental behaviour and recognition of young in *Cichlasoma biocellatum*, Anim. Behav., **11**, 578—582 (1963).
858. *Greenberg B.*, Parental behaviour and imprinting in Cichlid fishes, Behaviour, **21**, 127—144 (1963).
859. *Gregory R. L.*, Eye movements and the stability of the visual world, Nature, **182**, 1214—1216 (1958).
860. *Gregory R. L., Wallace J. G.*, Recovery from early blindness, Exp. Psychol. Soc. Monogr. No. 2 (1963).
861. *Grey Walter W.*, Intrinsic rhythms of the brain. In "Handbook of Physiology", Sec. I, Neurophysiology, Vol. I, Ed. J. Field, H. W. Magoun and V. E. Hall, American Physiol. Soc., Washington, 1959.
862. *Griffin D. R., Hock R. J.*, Airplane observations of homing birds, Ecology, **30**, 176—198 (1949).
863. *Griffin J. B., Pearson J. A.*, Habituation of flexor reflex in spinal rats and rats with frontal cortical lesions followed by spinal transection, Brain Res., **6**, 777—780 (1967).
864. *Griffiths W. J.*, Effect of food and water deprivation on shock tolerance of albino rats, Psychol. Rep., **11**, 163—166 (1962).

865. *Grindley G. C.*, The formation of a simple habit in guinea-pigs, Brit. J. Psychol., 23, 127—147 (1932).
866. *Grohmann J.*, Modifikation oder Fuktionsreifung? Ein Beitrag zur Klärung der wechselseitigen Beziehungen zwischen Instinkthandlung, und Erfaharung, Z. Tierpsychol., 2, 132—144 (1939).
867. *Gross C. G.*, General activity. In Weiskrantz (1968).
868. *Grossman S. P.*, Eating or drinking elicited by direct adrenergic or cholinergic stimulation of hypothalamus, Science, 132, 301—302 (1960).
869. *Grossman S. P.*, Effect of chemical stimulation of the septal area on motivation, J. comp. physiol. Psychol., 58, 194—200 (1964).
870. *Grossman S. P.*, Behavioral effects of chemical stimulation of the ventral amygdala, J. comp. physiol. Psychol., 57, 29—36 (1964).
871. *Grossman S. P.*, Physiological Psychology, Wiley, New York, 1967.
872. *Grossman S. P.*, *Grossman L.*, Effects of chemical stimulation of the midbrain reticular formation on appetitive behavior, J. comp. physiol. Psychol., 61, 333—338 (1966).
873. *Grossman S. P.*, *Peters R. H.*, *Freedman P. E.*, *Willer H. I.*, Behavioral effects of cholinergic stimulation of the thalamic reticular formation, J. comp. physiol. Psychol., 59, 57—65 (1965).
874. *Grunt J. A.*, *Young W. C.*, Psychological modification of fatigue following orgasm (ejaculation) in the male guineapig, J. comp. physiol. Psychol., 45, 508—510 (1952).
875. *Grunt J. A.*, *Young W. C.*, Consistency of sexual behavior patterns in individual male guineapigs following castration and androgen therapy, J. comp. physiol. Psychol., 46, 138—144 (1953).
876. *Grüsser O. J.*, *Grüsser-Cornehls U.*, Neurophysiologische Grundlagen visueller angeborener Auslösemechanismen beim Frosch, Z. vergl. Physiol., 59, 1—24 (1968).
877. *Grüsser-Cornehls U.*, *Grüsser O. J.*, *Bullock T. H.*, Unit responses in the frog's tectum to moving and nonmoving visual stimuli, Science, 141, 820—822 (1963).
878. *Guhl A. M.*, Gonadal hormones and social behavior in infrahuman vertebrates. In Young (1961).
879. *Guhl A. M.*, The behaviour of chickens. In "The Behaviour of Domestic Animals", Ed. E. S. E. Hafez, Bailliére, Tindall and Cox, London, 1962.
880. *Guiton P.*, Socialisation and imprinting in brown leghorn chicks. Anim. Behav., 7, 26—34 (1959).
881. *Guiton P.*, The influence of imprinting on the agonistic and courtship responses of the brown leghorn cock, Anim. Behav., 9, 167—177 (1961).
882. *Guiton P.*, The development of sexual response in domestic fowl in relation to the concept of imprinting, Anim. Behav., 10, 184 (1962).
883. *Guiton P.*, The development of sexual responses in the domestic fowl, in relation to the concept of imprinting, Sym. Zool. Soc. Lond., 8, 227—234 (1962).
884. *Guiton P.*, Early experience and sexual object-choice in the brown leghorn, Anim. Behav., 14, 534—538 (1966).
885. *Gunther M.*, Instinct and the nursing couple, Lancet, 1955, 575—578 (1955).
886. *Guthrie E. R.*, The Psychology of Learning, Harper, New York, 1952.
887. *Guttman N.*, Equal-reinforcement values of sucrose and glucose solutions compared with equal-sweetness values, J. comp. physiol. Psychol., 47, 358—361 (1954).
888. *Gwinner E.*, Über den Einfluss des Hungers und anderer Faktoren auf die Versteck-Aktivität des Kolkraben *(Corvus corax)*, Vogelwarte, 23, 1—4 (1965).
889. *Haartman L. von*, Adaptation in hole-nesting birds, Evolution, 11, 339—347 (1957).
890. *Haas A.*, Phylogenetisch bedeutungsvolle Verhaltensänderungen bei Hummeln, Z. Tierpsychol., 19, 356—370 (1962).
891. *Haber R. N.*, Discrepancy from adaptation level as a source of affect, J. exp. Psychol., 56, 370—375 (1958).

892. *Hagamen W. D., Zitzmann E. K., Reeves A. G.*, Sexual mounting of diverse objects in a group of randomly selected, unoperated male cats, J. comp. physiol. Psychol., 56, 298—302 (1963).
893. *Hagbarth K.-E., Fex J.*, Centrifugal influences on single unit activity in spinal sensory paths, J. Neurophysiol., 22, 321—338 (1959).
894. *Hagbarth K.-E., Kerr D. I. B.*, Central influences on spinal afferent conduction, J. Neurophysiol., 17, 295—307 (1954).
895. *Hagiwara S.*, Nervous activities of the heart in Crustacea, Ergebn. Biol., 24, 287—311, Springer, Berlin (1961).
896. *Hagiwara S., Bullock T. H.*, Intracellular potentials in pacemaker and integrative neurons of the lobster cardiac ganglion, J. cell. comp. Physiol., 50, 25—48 (1957).
897. *Hagiwara S., Watanabe A.*, Discharges in motoneurons of cicada, J. cell. comp. Physiol., 47, 415—428 (1956).
898. *Hailman J. P.*, Pecking of laughing gull chicks at models of the parental head, Auk, 79, 89—98 (1962).
899. *Hailman J. P.*, Mirror-image color-preferences for background and stimulus object in gull-chicks, Experientia, 22, 257 (1966).
900. *Hailman J. P.*, The ontogeny of an instinct, Behaviour Suppl., 15, 1967.
901. *Hall J. F.*, The relationship between external stimulation, food deprivation and activity, J. comp. physiol. Psychol., 49, 339—341 (1956).
902. *Hall K. R. L.*, Tool-using performances as indicators of behavioral adaptability, Current Anthropology, 4, 479—494 (1963).
903. *Hall-Craggs J.*, The development of song in the blackbird *Turdus merula*, Ibis, 104, 277—300 (1962).
904. *Halliday M. S.*, Exploration and fear in the rat, Symp. Zool. Soc. Lond., 18, 45—59 (1966).
905. *Halliday M. S.*, Exploratory behavior. In Weiskrantz (1968).
906. *Haltmeyer G. C., Denenberg V. H., Zarrow M. X.*, Modification of the plasma corticosterone response as a function of infantile stimulation and electric shock parameters, Physiol. and Behav., 2, 61—63 (1967).
907. *Hamburger V.*, Some aspects of the embryology of behavior, Quart. Rev. Biol., 38, 342—365 (1963).
908. *Hamburger V.*, Ontogeny of behaviour and its structural basis, Proc. 5th Int. Neurochem. Symp. Austria, 21—34 (1964).
909. *Hamburger V.*, The beginnings of coordinated movements in the chick embryo. In "Growth of the Nervous System", Ed. G. E. W. Wolstenholme and M. O'Connor, Churchill, London, 1968.
910. *Hamburger V., Balaban M., Oppenheim R., Wenger E.*, Periodic motility of normal and spinal chick embryos between 8 and 17 days incubation, J. exp. Zool., 159, 1—14 (1965).
911. *Hamburger V., Oppenheim R.*, Prehatching motility and hatching behavior in the chick, J. exp. Zool., 166, 171—204 (1967).
912. *Hamburger V., Wenger E., Oppenheim R.*, Motility in the chick embryo in the absence of sensory input, J. exp. Zool., 162, 133—160 (1966).
913. *Hamilton C. L.*, Interactions of food intake and temperature regulation in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 56, 476—488 (1963).
914. *Hammel H. T., Hardy J. D., Fusco M. M.*, Thermoregulatory responses to hypothalamic cooling in unanaesthetized dogs, Amer. J. Physiol., 198, 481—486 (1960).
915. *Hammer L. R.*, Relationship of reinforcement value to consummatory behavior, J. comp. physiol. Psychol., 66, 667—672 (1968).
916. *Hammond P. H., Merton P. A., Sutton G. G.*, Nervous gradation of muscular contraction, Brit. Med. Bull., 12, 214—218 (1956).
917. *Hans H., Thorsteinson A. J.*, The influence of physical factors and host plant odour on the induction and termination of dispersal flights in *Sitona cylindriollis* Fahr, Ent. exp. Appl., 4, 165—177 (1961).
918. *Hansen E. W.*, The development of maternal and infant behavior in the rhesus monkey, Behaviour, 27, 107—149 (1966).

919. *Hanson N. R.*, Causal chains, Mind, 64, 289—311 (1955).
920. *Harker J. E.*, The Physiology of Diurnal Rhythms, Cambridge Univ. Press, 1964.
921. *Harlow H. F.*, The development of learning in the rhesus monkey, Amer. Scientist, 47, 459—479 (1959).
922. *Harlow H. F.*, Learning set and error factory theory. In Koch (1959).
923. *Harlow H. F.*, Development of the second and third affectional systems in macaque monkeys. In "Research Approaches to Psychiatric Problems", Ed. T. T. Tourlentes et al., U. S. A., 1962.
924. *Harlow H. F.*, The maternal affectional system. In "Determinants of Infant Behavior, II", Ed. B. M. Foss, Methuen, London, 1963.
925. *Harlow H. F.*, Sexual behavior in rhesus monkeys. In Beach (1965).
926. *Harlow H. F.*, *Harlow M. K.*, Principles of Primate Learning. In "Little Club Clinics in Developmental Medicine", No. 7, Heinemann, London (1962).
927. *Harlow H. F.*, *Harlow M. K.*, The affectional systems. In Schrier (1965).
928. *Harlow H. F.*, *Harlow M. K.*, *Meyer D. R.*, Learning motivated by a manipulation drive, J. exp. Psychol., 40, 228—234 (1950).
929. *Harlow H. F.*, *Woolsey C. N.*, Biological and Biochemical Bases of Behavior. Univ. Wisconsin Press, Madison, 1958.
930. *Harlow H. F.*, *Zimmermann R. R.*, Affectional responses in the infant monkey, Science, 130, 421—432 (1959).
931. *Harnly M. H.*, Flight capacity in relation to phenotypic and genotypic variations in the wings of *Drosophila melanogaster*, J. exp. Zool., 88, 263—273 (1941).
932. *Harper L. V.*, The effects of isolation from birth on the social behaviour of guineapigs in adulthood, Anim. Behav., 16, 58—64 (1968).
933. *Harrington G. M.*, *Linder W. K.*, A positive reinforcing effect of electrical stimulation, J. comp. physiol. Psychol., 55, 1014—1015 (1962).
934. *Harris C. S.*, Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision, Psychol. Rev., 72, 419—444 (1965).
935. *Harris G. W.*, Neural Control of the Pituitary Gland. Arnold, London, 1955.
936. *Harris G. W.*, *Levine S.*, Sexual differentiation of the brain and its experimental control, J. Physiol., 181, 379—400 (1965).
937. *Harris G. W.*, *Michael R. P.*, *Scott P. P.*, Neurological site of action of stilboestrol in eliciting sexual behaviour. Ciba Foundation Symp. on the "Neurological Basis of Behaviour", Churchill, London, 1958.
938. *Harris J. E.*, *Whiting H. P.*, Control of rhythmical activity in the skeletal muscle of the embryonic dogfish, J. Physiol., 124, 63P (1954).
939. *Hart B. L.*, Testosterone regulation of sexual reflexes in spinal male rats, Science, 155, 1283—1284 (1967).
940. *Hart B. L.*, Sexual reflexes and mating behavior in the male dog, J. comp. physiol. Psychol., 64, 388—399 (1967).
941. *Hart B. L.*, Alteration of quantitative aspects of sexual reflexes in spinal male dogs by testosterone, J. comp. physiol. Psychol., 66, 726—730 (1968).
942. *Hart B. L.*, Role of prior experience in the effects of castration on sexual behaviour of male dogs, J. comp. physiol. Psychol., 66, 719—725 (1968).
943. *Hart B. L.*, Neonatal castration: influence on neural organization of sexual reflexes in male rats, Science, 160, 1135—1136 (1968).
944. *Hart B. L.*, Sexual reflexes and mating behavior in the male rat, J. comp. physiol. Psychol., 65, 453—460 (1968).
945. *Hartline D. K.*, Impulse identification and axon mapping of the nine neurons in the cardiac ganglion of the lobster *Homarus americanus*, J. exp. Biol., 47, 327—340 (1967).
946. *Hartline H. K.*, The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina, Amer. J. Physiol., 121, 400—415 (1938).
947. *Hartline H. K.*, Inhibition of active of visual receptors by illuminating nearby retinal areas in the *Limulus eye*, Fed. Proc., 8, 69 (1949).
948. *Hartline H. K.*, *Graham C. H.*, Nerve impulses from single receptors in the eye, J. cell. comp. Physiol., 1, 277—295 (1932).

949. *Hartline H. K.*, *Ratliff F.*, Inhibitory interaction of receptor units in the eye of *Limulus*, J. gen. Physiol., 40, 357—376 (1956).
950. *Hartline H. K.*, *Wagner H. G.*, *Ratliff F.*, Inhibition in the eye of *Limulus*, J. gen. Physiol., 39, 651—673 (1956).
951. *Harwood D.*, *Vowles D. M.*, Forebrain stimulation and feeding behavior in the ring dove *(Streptopelia risoria)*, J. comp. physiol. Psychol., 62, 388—396 (1966).
952. *Harwood D.*, *Vowles D. M.*, Defensive behaviour and the after effects of brain stimulation in the ring dove *(Streptopelia risoria)*, Neuropsychologia, 5, 345—366 (1967).
953. *Haskell P. T.*, Hearing in certain Orthoptera: II. The nature of the response of certain receptors to natural and imitation stridulation, J. exp. Biol., 33, 767—776 (1956).
954. *Haskell P. T.*, Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera: 1. Analysis of the stridulation of, and behaviour between, males, Brit. J. Anim. Behav., 5, 139—148 (1957).
955. *Haskell P. T.*, Stridulation and associated behaviour in certain Orthoptera: 3. The influence of the gonads, Anim. Behav., 8, 76—81 (1960).
956. *Hasler A. D.*, Guideposts of migrating fishes, Science, 132, 785—792 (1960).
957. *Hassenstein B.*, Optokinetische Wirksamkeit bewegter periodischer Muster, Z. Naturf., 14, 659—674 (1959).
958. *Hassenstein B.*, Wie sehen Insekten Bewegungen? Naturwiss., 48, 207—214 (1961).
959. *Hassenstein B.*, *Rechardt W.*, Wie sehen Insekten Bewegungen? Umschau, 10, 302—305 (1959).
960. *Haude R. H.*, *Ray O. S.*, Visual experation in monkeys as a function of visual incentive duration and sensory derivation, J. comp. physiol. Psychol., 64, 332—336 (1967).
961. *Hayes K. J.*, *Hayes C.*, Imitation in a home-raised chimpanzee, J. comp. physiol. Psychol., 45, 450—459 (1952).
962. *Hayes W. N.*, *Hertzler D. R.*, *Hogberg D. K.*, Visual responsiveness and habituation in the turtle, J. comp. physiol. Psychol., 65, 331—335 (1968).
963. *Hayes W. N.*, *Saiff E. I.*, Visual alarm reactions in turtles, Anim. Behav., 15, 102—106 (1967).
964. *Hazlett B. A.*, Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab *(Calcinus tibicen)*, Z. Tierpsychol., 23, 655—671 (1966).
965. *Hazlett B. A.*, *Bossert W. H.*, A statistical analysis of the aggressive communications system of some hermit crabs, Anim. Behav., 13, 357—373 (1965).
966. *Head H.*, Studies in Neurology, Oxford Univ. Press, 1920.
967. *Hearst E.*, Concurrent generalization gradients for food-controlled and shock-controlled behavior, J. exp. Anal. Behav., 5, 19—31 (1962).
968. *Hearst E.*, Oscillatory behavior during approach-avoidance conflict, J. exp. Anal. Behav., 10, 75—84 (1967).
969. *Heart E.*, *Koresko M. B.*, Self-presentation and self-termination of a conflict-producing stimulus, Science, 146, 415—416 (1964).
970. *Hebb D. O.*, The innate organization of visual activity: I. Perception of figures by rats reared in total darkness, J. genet. Psychol., 51, 101—126 (1937).
971. *Hebb D. O.*, The innate organization of visual activity: II. Transfer of response in the discrimination of brightness and size by rats reared in total darkness, J. comp. Psychol., 24, 277—299 (1937).
972. *Hebb D. O.*, On the nature of fear, Psychol. Rev., 53, 259—276 (1946).
973. *Hebb D. O.*, The Organization of Behaviour, Wiley, New York, 1949.
974. *Hebb D. O.*, Heredity and environment in mammalian behaviour, Brit. J. Anim. Behav., 1, 43—47 (1953).
975. *Hebb D. O.*, Drives and the C. N. S. (conceptual nervous system), Psychol. Rev., 62, 243—254 (1955).
976. *Hebb D. O.*, The semiautonomous process, Amer. Psychol., 18, 16—27 (1963).

977. *Hebb D. O., Thompson W. A.*, The social significance of animal studies. In "Handbook of Social Psychology", Ed. G. Lindzey, Addison-Wesley, 1954.
978. *Hediger H.*, Wild Animals in Captivity, Butterworths, London, 1950.
979. *Heiligenberg W.*, Ursachen für das Auftreten von Instinktbewegungen bei einem Fische *(Pelmatochromis subocellatus kribensis* Boul., Cichlidae), Z. vergl. Physiol., 47, 339—380 (1963).
980. *Heiligenberg W.*, The suppression of behavioral activities by frightening stimuli, Z. vergl. Physiol., 50, 660—672 (1965).
981. *Heiligenberg W.*, A quantitative analysis of digging movements and their relationship to aggressive behaviour in Cichlids, Anim. Behav., 13, 163—170 (1965).
982. *Heiligenberg W.*, The effect of external stimuli on the attack readiness of a Cichlid fish, Z. vergl. Physiol., 49, 459—464 (1965).
983. *Heiligenberg W.*, The stimulation of territorial singing in house crickets *(Acheta domesticus)*, Z. vergl. Physiol., 53, 114—129, Springer, Berlin (1966).
984. *Hein A.*, Exposure history in early perceptual-motor development. In "Percep. Motor Foundations", Ed. Muriel Sloan, A. A. A., Washington, 1968.
985. *Hein A., Held R.*, A neural model for labile sensori-motor coordinations. From "Biological Prototypes and Synthetic Systems", 1, Plenum Press, New York, 1962.
986. *Hein A., Held R.*, Dissociation of the visual placing response into elicited and guided components, Science, 158, 390—392 (1967).
987. *Heinemann E. G., Chase S., Mandell C.*, Discriminative control of attention, Science, 160, 553—554 (1968).
988. *Heinemann E. G., Rudolph R. L.*, The effect of discriminative training on the gradient of stimulus generalization, Amer. J. Psychol., 76, 653—658 (1963).
989. *Heinroth O.*, Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden, Verh. 5 Int. Orn. Kong., 589—702 (1911).
990. *Heinroth O.*, Lautäusserungen der Vögel, J. Ornith., 72, 223—244 (1924).
991. *Held R.*, Exposure-history as a factor in maintaining stability of perception and coordination, J. nerv. ment. Dis., 132, 26—32 (1961).
992. *Held R.*, Dissociation of visual functions by deprivation and rearrangement, Psychol. Forschung., 31, 338—348 (1967—1968).
993. *Held R., Bauer J.*, Visually guided reaching in infant monkeys after restricted rearing, Science, 155, 718—720 (1967).
994. *Held R., Bossom J.*, Neonatal deprivation and adult rearrangement: complementary techniques for analyzing plastic sensory-motor coordinations, J. comp. physiol. Psychol., 54, 33—37 (1961).
995. *Held R., Efstathiou A., Greene M.*, Adaptation to displaced and delayed visual feedback from hand, J. exp. Psychol., 72, 887—891 (1966).
996. *Held R., Freedman S. J.*, Plasticity in human sensorimotor control, Science, 142, 455—462 (1963).
997. *Held R., Hein A. V.*, Adaptation of disarranged hand-eye coordination contingent upon re-afferent stimulation, Percept. Mot. Skills, 8, 87—90 (1958).
998. *Held R., Hein A.*, Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior, J. comp. physiol. Psychol., 56, 872—876 (1963).
999. *Held R., Hein A.*, On the modifiability of form perception. In "Models for Perception of Speech and Visual Forms", Ed. W. Wathen-Dunn, M. I. T. Press, 1967.
1000. *Heller D. P.*, Absence of size constancy in visually deprived rats, J. comp. physiol. Psychol., 65, 336—339 (1968).
1001. *Hellon R. F.*, Hypothalamic neurones responding to temperature in conscious rabbits, J. Physiol., 191, 37 P (1967).
1002. *Helmholtz H. von*, Handbook der physiologischen Optik, Voss, Leipzig. English translation by J. P. C. Southall (1925), Optical Society of America, Wisconsin, 1867.
1003. *Helson H.*, Adaptation-level as a basis for a quantitative theory of frames of reference, Psychol. Rev., 55, 297—313 (1948).

1004. *Henderson N. D.*, Behaviour effects of manipulation during different stages in the development of mice, J. comp. physiol. Psychol., 57, 284—289 (1964).
1005. *Henderson N. D.*, Acquisition and retention of conditioned fear during different stages in the development of mice, J. comp. physiol. Psychol., 59, 439—442 (1965).
1006. *Henderson N. D.*, Effects of intensity and spacing of prior stimulation on later emotional behavior, J. comp. physiol. Psychol., 62, 441—448 (1966).
1007. *Hendry D. P., Rasche R. H.*, Analysis of a new nonnutritive positive reinforcer based on thirst, J. comp. physiol. Psychol., 54, 477—483 (1961).
1008. *Henke K.*, Die Lichtorientierung und die Bedingungen der Lichtstimmung bei der Rollassel *Armadillidium cinereum* Zenker, Z. vergl. Physiol., 13, 534—625 (1930).
1009. *Henriques J.* (in prep.), Ph. D. thesis, Cambridge.
1010. *Hensel H., Zotterman Y.*, The response of mechanoreceptors to thermal stimulation, J. Physiol., 115, 16—24 (1951).
1011. *Herberg J., Blundell J. E.*, Lateral hypothalamus: hoarding behaviour elicited by electrical stimulation, Science, 155, 349—350 (1967).
1012. *Herberg L. J.*, Seminal ejaculation following positively reinforcing electrical stimulation of the rat hypothalamus, J. comp. physiol. Psychol., 56, 679—685 (1963).
1013. *Herbert J.*, Sexual preference in the rhesus monkey *Macaca mulatta* in the laboratory, Anim. Behav., 16, 120—128 (1968).
1014. *Herbert J., Trimble M. R.*, Effect of oestradiol and testosterone on the sexual receptivity and attractiveness of the female rhesus monkey, Nature, 216, 165—166 (1967).
1015. *Hernández-Peón R., Guzman-Flores C., Alcares M., Fernández-Guardiola A.*, Sensory transmission in the visual pathway during «attention» in unanaesthetised cats, Acta Neur. Lat.-Amer., 3, 1—8 (1957).
1016. *Hernández-Peón R., Jouvet M., Scherrer H.*, Auditory potentials at cochlear nucleus during acoustic habituation, Acta Neur. Lat.-Amer., 3, 114—116 (1957).
1017. *Hernández-Peón R., Scherrer H., Jouvet M.*, Modification of electric activity in cochlear nucleus during "attention" in unanaesthetized cats, Science, 123, 331—332 (1956).
1018. *Herrer R. Y.*, The effect of high and low female sex hormone concentration on the two-point threshold of pain and touch and upon tactile sensitivity, J. exp. Psychol., 16, 324—327 (1933).
1019. *Herrnstein R. J.*, Superstition: a corollary of the principles of operant conditioning. In Honig (1966).
1020. *Herrnstein R. J., Loveland D. H.*, Complex visual concept in the pigeon, Science, 146, 549—551 (1964).
1021. *Herrnstein R. J., van Sommers P.*, Method for sensory scaling with animals, Science, 135, 40—41 (1962).
1022. *Hersher L., Moore A. U., Richmond J. B.*, Effect of post partum separation of mother and kid on maternal care in the domestic goat, Science, 128, 1342—1343 (1958).
1023. *Herscher L., Richmond J. B., Moore A. U.*, Modifiability of the critical period for the development of maternal behavior in sheep and goats, Behaviour, 20, 311—320 (1963).
1024. *Herter K.*, Reizphysiologische Untersuchungen an der Karpfenlaus *(Argulus foliaceus L.)*, Z. vergl. Physiol., 5, 283—370 (1927).
1025. *Hertz M.*, Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene: I, II and III, Z. vergl. Physiol., 8, 693—748; 11, 107—145; 14, 629—674 (1929, 1930, 1931).
1026. *Hertz M.*, Über figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene, Biol. Zbl., 53, 10—40 (1933).
1027. *Hertz M.*, Die Untersuchungen über den Formensinn der Honigbiene, Naturwiss., 23, 618—624 (1935).

1028. *Hess E. H.*, Natural preferences of chicks and ducklings for objects of different colours, Psych. Rep., 2, 477—483 (1956).
1029. *Hess E. H.*, Space perception in the chick, Sci. Amer., 195, 71—80 (1956).
1030. *Hess E. H.*, Imprinting, Science, 130, 133—141 (1959).
1031. *Hess E. H.*, Two conditions limiting critical age for imprinting, J. comp. physiol. Psychol., 52, 515—518 (1959).
1032. *Hess E. H.*, Imprinting in birds, Science, 146, 1128—1139 (1964).
1033. *Hess W. R.*, Das Zwischenhirn als Koordinationsorgan, Helv. Physiol. Acta, 1, 549—565 (1943).
1034. *Hess W. R.*, Diencephalon: Autonomic and Extrapyramidal Functions, Grune, New York, 1954.
1035. *Heusser H.*, Über die Beziehungen der Erdkröte *(Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz: I, Behaviour, 12, 208—232 (1958).
1036. *Hildreth P. E.*, Quantitative aspects of mating behavior in *Drosophila*, Behaviour, 19, 57—73 (1962).
1037. *Hilgard E. R.*, Theories of Learning, Appleton-Century-Crofts, New York, 1948, 1956.
1038. *Hilgard E. R.*, *Marquis D. G.*, Conditioning and Learning, Revised G. A. Kimble, Methuen, London, 1961.
1039. *Hill W. F.*, The effect of varying periods of confinement on activity in tilt cages, J. comp. physiol. Psychol., 51, 570—574 (1958).
1040. *Hinde R. A.*, The behaviour of the great tit *(Parus major)* and some other related species, Behaviour Suppl., 2, 1—201 (1952).
1041. *Hinde R. A.*, The conflict between drives in the courtship and copulation of the Chaffinch, Behaviour, 5, 1—31 (1953).
1042. *Hinde R. A.*, A possible explanation of paper-tearing behaviour in birds, Brit. Birds, 46, 21—23 (1953).
1043. *Hinde R. A.*, Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch *(Fringilla coelebs)*: I. The nature of the response, and an examination of its course, Proc. Roy. Soc. B, 142, 306—331; II. The waning of the response, Proc. Roy. Soc. B, 142, 331—358 (1954).
1044. *Hinde R. A.*, The courtship and copulation of the greenfinch *(Chloris chloris)*, Behaviour, 7, 207—232 (1954).
1045. *Hinde R. A.*, Changes in responsiveness to a constant stimulus, Brit. J. Anim. Behav., 2, 41—55 (1954).
1046. *Hinde R. A.*, The following response of moorhens and coots, Brit. J. Anim. Behav., 3, 121—122 (1955).
1047. *Hinde R. A.*, A comparative study of the courtship of certain finches (Fringillidae), Ibis, 97, 706—745; 98, 1—23 (1955—1956).
1048. *Hinde R. A.*, Ethological models and the concept of drive, Brit. J. Philos. Sci., 6, 321 (1956).
1049. *Hinde R. A.*, The biological significance of the territories of birds, Ibis, 98, 340—369 (1956).
1050. *Hinde R. A.*, The behaviour of certain cardueline F, interspecies hybrids, Behaviour, 9, 202—213 (1956).
1051. *Hinde R. A.*, The nest-building behaviour of domesticated canaries, Proc. Zool. Soc. Lond., 131, 1—48 (1958).
1052. *Hinde R. A.*, Alternative motor patterns in chaffinch song, Anim. Behav., 6, 211—218 (1958).
1053. *Hinde R. A.*, Behaviour speciation in birds and lower vertebrates, Biol. Rev., 34, 85—128 (1959).
1054. *Hinde R. A.*, Some recent trends in ethology. In Koch (1959).
1055. *Hinde R. A.*, Some factors influencing sexual and aggressive behaviour in male Chaffinches, Bird Study, 6, 112—122 (1959).
1056. *Hinde R. A.*, Unitary drives, Anim. Behav., 7, 130—141 (1959).
1057. *Hinde R. A.*, Energy models of motivation, Sym. Soc. exp. Biol., 14, 199—213 (1960).

1058. *Hinde R. A.*, Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch *(Fringilla coelebs)*: III. The interaction of short-term and long-term incremental and decremental effects, Proc. Roy. Soc. Ser. B, **153**, 398—420 (1960).
1059. *Hinde R. A.*, Sensitive periods and the development of behaviour. From "Lessons from Animal Behaviour for the Clinician", Little Club Clinic in Developmental Medicine, No. 7, The National Spastics Society Study Group, 1962.
1060. *Hinde R. A.*, Some aspects of the imprinting problem, Symp. Zool. Soc. Lond., 8, 129—138 (1962).
1061. *Hinde R. A.*, Interaction of internal and external factors in integration of canary reproduction. In Beach (1965).
1062. *Hinde R. A.*, Ritualization and social communication in rhesus monkeys, Phil. Trans. Roy. Soc. B, **251**, 285—294 (1966).
1063. *Hinde R. A.*, Aspects of the control of avian reproductive development within the breeding season. In Proc. XIV Int. Ornith. Congr., 135—153 (1967).
1064. *Hinde R. A.*, Dichotomies in the study of development. In "Genetic and Environmental Influences on Behavior", Ed. J. M. Thoday and A. S. Parkes, Oliver and Boyd, Edinburgh, 1968.
1065. *Hinde R. A.*, Bird Vocalizations in Relation to Current Problems in Biology and Psychology, Cambridge Univ. Press, 1969.
1066. *Hinde R. A.* (in press), Social development. In «Behavior of Nonhuman Primates», III, Ed. A. M. Schrier, H. F. Harlow, F. Stollnitz, Academic Press, New York.
1067. *Hinde R. A.*, *Bell R. Q.*, *Steel E. A.*, Changes in sensitivity of the canary brood patch during the natural breeding season, Anim. Behav., **11**, 553—560 (1963).
1068. *Hinde R. A.*, *Fisher J.*, Further observations on the opening of milk bottles by birds, Brit. Birds, **44**, 393—396 (1951).
1069. *Hinde R. A.*, *Rowell T. E.*, Communication by postures and facial expressions in the rhesus monkey *(Macaca mulatta)*, Proc. Zool. Soc. Lond., **138**, 1—21 (1962).
1070. *Hinde R. A.*, *Rowell T. E.*, *Spencer-Booth Y.*, Behaviour of socially living rhesus monkeys in their first sex months, Proc. Zool. Soc. Lond., **143**, 609—649 (1964).
1071. *Hinde R. A.*, *Spencer-Booth Y.*, The study of mother-infant interaction in captive group-living rhesus monkeys, Proc. Roy. Soc. Ser. B, **169**, 177—201 (1968).
1072. *Hinde R. A.*, *Steel E. A.*, Selection of nest material by female canaries, Anim. Behav., 10, 67—75 (1962).
1073. *Hinde R. A.*, *Steel E. A.*, Effect of exogenous hormones on the tactile sensitivity of the canary brood patch, J. Endocrin., 30, 355—359 (1964).
1074. *Hinde R. A.*, *Steel E. A.*, Integration of the reproductive behaviour of female canaries, Symp. Soc. exp. Biol., 20, 401—426 (1966).
1075. *Hinde R. A.*, *Stevenson J. G.*, Goals and response control. In «Development and Evolution of Behaviour», **1**, Ed. L. R. Aronson, E. Tobach, J. S. Rosenblatt, D. S. Lehrman, Freeman, New York, 1969.
1076. *Hinde R. A.*, *Stevenson J. G.*, Integration of response sequences. In «Advances in the Study of Behaviour», 2, Ed. D. S. Lehrman, R. A. Hinde, E. Shaw, Academic Press, New York, 1969.
1077. *Hinde R. A.*, *Thorpe W. H.*, *Vince M. A.*, The following response of young coots and moorhens, Behaviour, 9, 2—3, 214—242 (1956).
1078. *Hinde R. A.*, *Tinbergen N.*, The comparative study of species-specific behavior. From «Behavior and Evolution», Ed. A. Roe and G. G. Simpson, Yale Univ. Press, New Haven, 1958.
1079. *Hines M.*, The development and regression of reflexes, postures and progression in the young macaque, Contr. Embryol. Carnegie Instn., Wash., **30**, 153—209 (1942).

1080. *Hirayoshi I.*, *Warren J. M.*, Overtraining and reversal learning by experimentally naive kittens, J. comp. physiol. Psychol., 64, 507—510 (1967).
1081. *Hirsch J.*, Book review, Anim. Behav., 15, 394—395 (1967).
1082. *Hirsch J.*, Behavior-Genetic Analysis, McGraw-Hill, New York, 1967.
1083. *Hitchcock L.*, *Michels K. M.*, *Brown D. R.*, Discrimination learning: squirrels vs. raccoons, Percept. and Mot. Skills, 16, 405—414 (1963).
1084. *Hoagland H.*, Electrical responses from the lateral-line nerves of catfish: I, J. gen. Physiol., 16, 695—714 (1933).
1085. *Hoagland H.*, Quantitative analysis of responses from lateral-line nerves of fishes: II, J. gen. Physiol., 16, 715—732 (1933).
1086. *Hochberg J.*, *Held R.*, Nonvisual components in visual form perception, Percept. and Mot. Skills, 18, 559—560 (1964).
1087. *Hockman C. H.*, Prenatal maternal stress in the rat: its effects on emotional behavior in the offspring, J. comp. physiol. Psychol., 54, 679—684 (1961).
1088. *Hodgson E. S.*, Electrophysiological studies of arthropod chemoreception: II. Responses of labellar chemoreceptors of the blowfly to stimulation by carbohydrates, J. insect. Physiol., 1, 240—247 (1957).
1089. *Hodgson E. S.*, The chemical senses and changing viewpoints in sensory physiology. In «Viewpoints in Biology», 4, Ed. J. D. Carthy and C. L. Duddington, Butterworths, London, 1965.
1090. *Hodgson E. S.*, *Roeder K. D.*, Electrophysiological studies of arthropod chemoreception: I. General properties of the labellar chemoreceptors of Diptera, J. cell. comp. Physiol., 48, 51—76 (1956).
1091. *Hodos W.*, Motivational properties of long durations of rewarding brain stimulation, J. comp. physiol. Psychol., 59, 219—224 (1965).
1092. *Hoebel B. G.*, *Teitelbaum P.*, Hypothalamic control of feeding and selfstimulation, Science, 135, 375—377 (1962).
1093. *Hoebel B. G.*, *Teitelbaum P.*, Weight regulation in normal and hypothalamic hyperphagic rats, J. comp. physiol. Psychol., 61, 189—193 (1966).
1094. *Hof M. W. van*, *Hof-van Duin J. van*, *Mark F. van der*, *Rietveld W. J.*, The effect of image formation and that of flash-counting on the occipitocortical response to lightflashes, Acta physiol. pharm. néerl., 11, 485—493 (1962).
1095. *Hoffman H. S.*, *Kozma F.*, Jr., Behavioral control by an imprinted stimulus: long-term effects, J. exp. Anal. Behav., 10, 495—501 (1967).
1096. *Hoffman H. S.*, *Searle J. L.*, *Toffey S.*, *Kozma F.*, *Jr.*, Behavioral control by an imprinted stimulus, J. exp. Anal. Behav., 9, 177—189 (1966).
1097. *Hoffmann K.*, Experimentelle Aenderung des Richtungsfindens beim Star durch Beeinflussung der «inneren Uhr», Naturwiss., 40, 148 (1953).
1098. *Hoffmann K.*, Die Aktivitätsperiodik von im 18- und 36-Stunden-tag erbrüteten Eidechsen, Z. vergl. Physiol., 42, 422—432 (1959).
1099. *Hoffmann K.*, Overt circadian frequencies and circadian rule. In «Circadian Clocks», Ed. J. Aschoff, North-Holland, Amsterdam, 1965.
1100. *Hogan J. A.*, Operant control of preening in pigeons, J. exp. anal. Behav., 7, 351—352 (1964).
1101. *Hogan J. A.*, An experimental study of conflict and fear: an analysis of behaviour of young chicks toward a mealworm, I. The behaviour of chicks which do not eat the mealworm, Behaviour, 25, 45—97 (1965).
1102. *Hogan J. A.*, Ibid, II. The behaviour of chicks which eat the mealworm, Behaviour, 27, 273—289 (1966).
1103. *Hogan J. A.*, Fighting and reinforcement in the Siamese fighting fish *(Betta splendens)*, J. comp. physiol. Psychol., 64, 356—359 (1967).
1104. *Holling C. S.*, Sensory stimuli involved in the location and selection of sawfly cocoons by small mammals, Canad. J. Zool., 36, 633—653 (1958).
1105. *Holling C. S.*, The components of predation as revealed by a study of the small mammal predation of the European pine sawfly, Canad. Ent., 91, 293—320 (1959).
1106. *Holling C. S.*, Principles of insect predation, Ann. Rev. Entom., 6, 163—182 (1961).

1107. *Holling C. S.*, The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation, Memoirs Entom. Soc. Canada, 45, 1—60 (1965).
1108. *Holmgren B., Merton P. A.*, Local feedback control of motoneurones, J. Physiol., **123**, 47P (1954).
1109. *Holst E. von*, Erregungsbildung und Erregungsleitung im Fischrückenmark, Pflüg. Arch. ges. Physiol., **235**, 345—359 (1935).
1110. *Holst E. von*, Über den Prozess der zentralnervösen Koordination, Pflüg. Arch. ges. Physiol., 236, 149—158 (1935).
1111. *Holst E. von*, Alles oder Nichts, Block, Alternans, Bigemini und verwandte Phänomene als Eigenschaften des Rückenmarks, Pflüg. arch. ges. Physiol., **236**, 515—532 (1935).
1112. *Holst E. von*, Über den Lichtrückenreflex bei Fischen, Publ. Staz. Zool. Napoli, **15**, 143—158 (1935).
1113. *Holst E. von*, Versuche zur Theorie der relativen Koordination, Pflüg. arch. ges. Physiol., **237**, 93—121 (1936).
1114. *Holst E. von*, Entwurf eines Systems der Lokomotorischen Periodenbildungen bei Fischen, Z. vergl. Physiol., 26, 481—528 (1939).
1115. *Holst E. von*, Von der Mathematik der nervösen Ordnungsleistung, Experientia, **4**, 374—381 (1948).
1116. *Holst E. von*, Quantitative Messung von Stimmungen im Verhalten der Fische, Symp. Soc. Exp. Biol., IV, 143—172 (1950).
1117. *Holst E. von*, Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen, Z. vergl. Physiol., **32**, 60—120 (1950).
1118. *Holst E. von*, Relations between the central nervous system and the peripheral organs, Brit. J. Anim. Behav., **2**, 89—94 (1954).
1119. *Holst E. von, Mittelstaedt H.*, Das Reafferenzprinzip, Naturwiss., **37**, 464—476 (1950).
1120. *Holst E. von, Saint Paul U. von*, On the functional organisation of drives, Anim. Behav., **11**, 1—20, translated from Naturwiss., 18, 409—422 (1963).
1121. *Holst E. von, Schoen L.*, Der Einfluss mechanisch veränderten Augenstellungen auf die Richtungslokalisation bei Fischen, Z. vergl. Physiol., **36**, 433—442 (1954).
1122. *Holzapfel M.*, Über Bewegungstereotypien bei gehaltenen Säugern: III., Der Zoologische Garten, **10**, 184—193 (1939).
1123. *Holzapfel M.*, Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars, J. f. Ornith., **87**, 525—553 (1939).
1124. *Holzapfel M.*, Die Beziehungen zwischen den Trieben junger und erwachsener Tiere, Schweiz. Z. Psych., 8, 32—60 (1949).
1125. *Holzapfel M.*, Das Spiel bei Säugetieren. In «Handbuch der Zoologie», 8, Ed. Kükenthal, 1956.
1126. *Holzapfel M.*, Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen, Z. Tierpsychol., **13**, 442—462 (1956).
1127. *Honig W. K.*, Operant Behavior. Appleton-Century-Crofts, New York, 1966.
1128. *Hooff J. A. R. A. M. van*, Facial expressions in higher primates, Symp. Zool. Soc. Lond., 8, 97—125 (1962).
1129. *Hooff J. A. R. A. M. van*, The facial displays of the Catarrhine monkeys and apes. In Morris (1967).
1130. *Hoogland R., Morris D., Tinbergen N.*, The spines of sticklebacks *(Gasterosteus* and *Pygosteus)* as means of defence against predators *(Perca* and *Esox)*, Behaviour, **10**, 205—236 (1956—1957).
1131. *Hooker T., Hooker-Lade B.*, Duetting. In Hinde (1969).
1132. *Hörmann-Heck S. von*, Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden, Z. Tierpsychol., **14**, 137—185 (1957).
1133. *Horn G.*, The neurological basis of thought, Mermaid, **18**, **17—25** (1952).
1134. *Horn G.*, Electrical activity of the cerebral cortex of the unanaesthetized cat during attentive behaviour, Brain, 83, 57—76 (1960).
1135. *Horn G.*, Some neural correlates of perception. «Viewpoints in Biology», I, Ed. J. Carthy, Butterworths, London, 1962.

1136. *Horn G.*, The response of single units in the striate cortex of unrestrained cats to photic and somaesthetic stimuli, J. Physiol., 165, 80—81P (1963).
1137. *Horn G.*, Physiological and psychological aspects of selective perception. In Lehrman et al. (1965).
1138. *Horn G.*, Neuronal mechanisms of habituation, Nature, 215, 707—711 (1967).
1139. *Horn G.*, Нейронный механизм реакции на новизну. В книге «Нейронные механизмы ориентированного рефлекса», под ред. Е. Н. Соколова и О. С. Виноградовой, Изд-во Моск. Университета (1970).
1140. *Horn G.*, *Blundell J.*, Evoked potentials in visual cortex of the unanaesthetised cat, Nature, 184, 173—174 (1959).
1141. *Horn G.*, *Hill R. M.*, Responsiveness to sensory stimulation of units in the superior colliculus and subjacent tectotegmental regions of the rabbit, Exper. Neurol., 14, 199—223 (1966).
1142. *Horn G.*, *Hill R. M.*, Modification of sensory field occurring spontaneously and with bodily tilt, Nature, 221, 186—188 (1969).
1143. *Horn G.*, *Hinde R. A.*, Short-term changes in neural activity and behaviour, Cambridge Univ. Press (in press).
1144. *Horn G.*, *Rowell C. H. F.*, Medium and long-term changes in the behaviour of visual neurones in the tritocerebrum of locusts, J. exp. Biol., 49, 143—170 (1968).
1145. *Horridge G. A.*, Analysis of the rapid responses of *Nereis* and *Harmothöe* (Annelida), Proc. Roy. Soc. B, 150, 245—262 (1959).
1146. *Horridge G. A.*, The nerves and muscles of medusae: VI. The rhythm, J. exp. Biol., 36, 72—91 (1959).
1147. *Horridge G. A.*, The centrally determined sequence of impulses initiated from a ganglion of the clam *Mya*, J. Physiol., 155, 320—336 (1961).
1148. *Horridge G. A.*, Learning of leg position by the ventral nerve cord in headless insects, Proc. Roy. Soc. B, 157, 33—52 (1962).
1149. *Horridge G. A.*, Study of a system, as illustrated by the optokinetic response, Symp. Soc. exp. Biol., 20, 179—198 (1966).
1150. *Horridge G. A.*, Perception of edges versus areas by the crab *Carcinus*, J. exp. Biol., 44, 247—254 (1966).
1151. *Horridge G. A.*, Optokinetic memory in the locust, J. exp. Biol., 44, 255—262 (1966).
1152. *Horridge G. A.*, Direct response of the crab *Carcinus* to the movement of the sun, J. exp. Biol., 44, 275—284 (1966).
1153. *Horridge G. A.*, Interneurones, Freeman, London, 1968.
1154. *Horridge G. A.*, Affinity of neurones in regeneration, Nature, 219, 737—740 (1968).
1155. *Horridge G. A.*, *Burrows M.*, Efferent copy and voluntary eye cup movement in the crab *Carcinus*, J. exp. Biol., 49, 315—324 (1968).
1156. *Horridge G. A.*, *Sandeman D. C.*, Nervous control of optokinetic responses in the crab *Carcinus*, Proc. Roy. Soc. B, 161, 216—246 (1964).
1157. *Howard E.*, The Nature of a Bird's World, Cambridge Univ. Press, London, 1935.
1158. *Howarth C. I.*, *Ellis K.*, The relative intelligibility threshold for one's own name compared with other manes, Q. J. exp. Psychol., 13, 236—239 (1961).
1159. *Howell T. R.*, *Bartholomew G. A.*, Experiments on the mating behavior of the brewer blackbird, Condor, 54, 140—151 (1952).
1160. *Hoyle G.*, Neurophysiological studies on «learning» in headless insects. In «Physiology of the Insect Central Nervous System», Ed. J. Treherne, Academic Press, New York, 1965.
1161. *Hsiao S.*, Effect of female variation on sexual satiation in the male rat, J. comp. physiol. Psychol., 60, 467—469 (1965).
1162. *Hsiao S.*, The Coolidge effect in male rat copulatory behaviour; failure to replicate Fisher's results, Psychon. Sci., 14, 1 (1969).
1163. *Hubel D. H.*, *Wiesel T. N.*, Receptive field of single neurones in the cat's striate cortex, J. Physiol., 148, 574—591 (1959).

1164. *Hubel D. H., Wiesel T. N.*, Receptive fields of optic nerve fibres in the spider monkey, J. Physiol., 154, 572—580 (1960).
1165. *Hubel D. H., Wiesel T. N.*, Integrative action in the cat's lateral geniculate body, J. Physiol., 155, 385—393 (1961).
1166. *Hubel D. H., Wiesel T. N.*, Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex, J. Physiol., 160, 106—154 (1962).
1167. *Hubel D. H., Wiesel T. N.*, Receptive fields of cells in striate cortex of very young, visually inexperienced kittens, J. Neurophysiol., 26, 994—1002 (1963).
1168. *Hubel D. H., Wiesel T. N.*, Responses of monkey geniculate calls to monochromatic and white spots of light, Physiologist, 7, 162—163 (1964).
1169. *Hubel D. H., Wiesel T. N.*, Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat, J. Neurophysiol., 28, 229—289 (1965).
1170. *Hubel D. H., Wiesel T. N.*, Binocular interaction in striate cortex of kittens reared with artificial squint, J. Neurophysiol., 28, 1041—1059 (1965).
1171. *Hubel D. H., Wiesel T. N.*, Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, J. Physiol., 195, 215—243 (1968).
1172. *Huber F.*, Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris L.*, Z. Tierpsychol., 12, 12—48 (1955).
1173. *Huber F.*, Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen, Z. vergl. Physiol., 44, 60—132 (1960).
1174. *Huber F.*, The role of the central nervous system in Orthoptera during the co-ordination and control of stridulation. In «Acoustic Behaviour of Animals», Ed. R. G. Busnel, Elsevier, Amsterdam, 1964.
1175. *Hudgens G. A., Denenberg V. H., Zarrow M. X.*, Mice reared with rats: relations between mother's activity level and offspring's behavior, J. comp. physiol. Psychol., 63, 304—308 (1967).
1176. *Hudgens G. A., Denenberg V. H., Zarrow M. X.*, Mice reared with rats: effects of preweaning and postweaning social interactions upon adult behaviour, Behaviour, 30, 259—274 (1968).
1177. *Hudson B. B.*, One trial learning in the domestic rat, Genet. Psychol. Monogr., 41, 99—145 (1950).
1178. *Hughes A.*, The development of behaviour in *Eleutherodactylus martinicensis* (Amphibia, Anura), Proc. Zool. Soc. Lond., 144, 153—161 (1965).
1179. *Hughes A., Bryant S. V., Bellairs A. d'A.*, Embryonic behaviour in the lizard Lacerta vivipara, J. Zool., 153, 139—152 (1967).
1180. *Hughes G. M.*, The coordination of insect movements: II. The effect of limb amputation and the cutting of commissures in the cockroach *(Blatta orientalis)*, J. exp. Biol., 34, 306—333 (1957).
1181. *Hughes G. M.*, The coordination of insect movements: III. Swimming in *Dytiscus, Hydrophilus*, and a dragonfly nymph, J. exp. Biol., 35, 567—583 (1958).
1182. *Hughes G. M., Kerkut G. A.*, Electrical activity in a slug ganglion in relation to the concentration of Locke solution, J. exp. Biol., 33, 282—294 (1956).
1183. *Hughes G. M., Wiersma C. A. G.*, The co-ordination of swimmeret movements in the crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard), J. exp. Biol., 37, 657—670 (1960).
1184. *Hull C. L.*, Differential habituation to internal stimuli in the albino rat, J. comp. Psychol., 16, 255—273 (1933).
1185. *Hull C. L.*, Principles of Behavior, Appleton-century-Crofts, New York, 1943.
1186. *Hull C. L.*, A Behavior System, Yale Univ. Press, New Haven, 1952.
1187. *Hulse S. H.*, Stimulus intensity and the magnitude of the licking reflex in rats, Psychon. Sci., 6, 33—34 (1966).
1188. *Hulse S. H.*, Licking behavior of rats in relation to saccharin concentration and shifts in fixed-ratio reinforcement, J. comp. physiol. Psychol., 64, 478—484 (1967).

1189. *Hulse S. H.*, *Suter S.*, One-drop licking in rats, J. comp. physiol., Psychol., **66**, 536—539 (1968).
1190. *Humphrey G.*, The Nature of Learning, Kegan Paul, New York, 1933.
1191. *Hunt G. L.*, *Smith W. J.*, Pecking and initial drinking responses in young domestic fowl, J. comp. physiol. Psychol., 64, 230—236 (1967).
1192. *Hunt H. H.*, *Otis L. S.*, Restricted experience and «timidity» in the rat, Amer. Psychologist, **10**, 432 (1955).
1193. *Hunt J. McV.*, The effects of infant feeding-frustration upon adult hoarding in the albino rat, J. abnorm. soc. Psychol., 36, 338—360 (1941).
1194. *Hunt J. McV.*, *Schlosberg H.*, *Solomon R. L.*, *Stellar E.*, Studies of the effects of infantile experience on adult behavior in rats: I, J. comp. physiol. Psychol., 40, 291—304 (1947).
1195. *Hurwiz H. M. B.*, Conditioned responses in rats reinforced by light, Brit. J. Anim. Behav., 4, 31—33 (1956).
1196. *Hurwiz H. M. B.*, Periodicity of response in operant extinction, Q. J. exp. Psychol., 9, 177—184 (1957).
1197. *Hurwiz H. M. B.*, *De S. C.*, Studies in light-reinforced behavior, Psychol. Rep., 4, 71—77 (1958).
1198. *Hutchings D. E.*, Early «experience» and its effects on later behavioral processes in rats: III. Effects of infantile handling and body temperature reduction on later emotionality, Trans. N. Y. Acad. Sci., **25**, 890—901 (1963).
1199. *Hutchinson R. R.*, *Azrin N. H.*, *Hunt G. M.*, Attack produced by intermittent reinforcement of a concurrent operant response, J. exp. Anal. Behav., **11**, 489—495 (1968).
1200. *Hutchinson R. R.*, *Azrin N. H.*, *Renfrew J. W.*, Effects of shock intensity and duration on the frequency of biting attack by squirrel monkeys, J. exp. Anal. Behav., **11**, 83—88 (1968).
1201. *Hutchinson R. R.*, *Renfrew J. W.*, Stalking attack and eating behaviors elicited from the same sites in the hypothalamus, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 360—367 (1966).
1202. *Hutchinson R. R.*, *Renfrew J. W.*, Modification of eating and drinking, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 408—416 (1967).
1203. *Hutchinson R. R.*, *Ulrich R. E.*, *Azrin N. H.*, Effects of age and related factors on the pain-aggression reaction, J. comp. physiol. Psychol., 59, 365—369 (1965).
1204. *Hutchison J. B.*, Investigation on the neural control of clasping and feeding in *Xenopus laevis* (Daudin), Behaviour, **24**, 47—65 (1964).
1205. *Hutchison J. B.*, A study of the neural control of sexual clasping behaviour in *Rana angolensis* Bocage and *Bufo regularis* Reuss with a consideration of self-regulatory hind-brain systems in the Anura, Behaviour, 28, 1—57 (1967).
1206. *Hutchison J. B.*, Initiation of courtship by hypothalamic implants of testosterone propionate in castrated doves *(Streptopelia risoria)*, Nature, **216**, 591—592 (1967).
1207. *Hutchison J. B.*, Neuro-endocrine systems underlying male courtship in *Streptopelia risoria*, Ph. D. thesis, Cambridge, 1968.
1208. *Hutchison J. B.*, Changes in hypothalamic responsiveness to testosterone in male Barbary doves *(Streptopelia risoria)*, Nature, **222**, 176 (1969).
1209. *Hutchison J. B.*, *Poynton J. C.*, A neurological study of the clasp reflex in *Xenopus laevis (*Daudin), Behaviour, **22**, 41—63 (1963).
1210. *Hutchison R. E.*, *Hinde R. A.*, *Bendon B.*, Oviduct development and its relation to other aspects of reproduction in domesticated canaries, J. Zool., **155**, 87—102 (1968).
1211. *Hutchison R. E.*, *Hinde R. A.*, *Steel E. A.*, The effects of oestrogen, progesterone and prolactin on brood patch formation in ovariectomised canaries, J. Endocrin., 39, 379—385 (1967).
1212. *Hutchison R. E.*, *Stevenson J. G.*, *Thorpe W. H.*, The basis for individual recognition by voice in the sandwich tern *(Sterna sandvicensis)*, Behaviour, **32**, 150—157 (1968).

1213. *Hutt C.*, Exploration and play in children, Symp. Zool. Soc. Lond., **18**, 61—81 (1966).
1214. *Hutt C., Hutt S. J.*, Effects of environmental complexity on stereotyped behaviours of children, Anim. Behav., **13**, 1—4 (1965).
1215. *Hutt C., Hutt S. J., Ounsted C.*, The behaviour of children with and without upper C. N. S. lesions, Behaviour, **24**, 246—268 (1965).
1216. *Hutt S. J., Hutt C.*, Stereotypy, arousal and autism, Human Development, **11**, 277—286 (1968).
1217. *Huxley J. S.*, Evolution, the Modern Synthesis, Allen and Unwin, London, 1942.
1218. *Hymovitch B.*, The effects of experimental variations on problem solving in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **45**, 313—321 (1952).
1219. *Ibbotson A.*, Aggregation in *Aphis fabae* Scop., II. Visual components, Anim. Behav., **14**, 251—260 (1966).
1220. *Iersel J. J. A.* van, An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.), Behaviour Suppl., **3**, 1—159 (1953).
1221. *Iersel J. J. A. van*, Some aspects of territorial behaviour of the male threespined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.), Behaviour Suppl., **3**, 1—159 (1958).
1222. *Iersel J. J. A. van, Assem J. van den*, Aspects of orientation in the digger-wasp *Bembix rostrata*. In «Learning and Associated Phenomena in Invertebrates», Anim. Behav. Suppl., 1 (1965).
1223. *Iersel J. J. A. van, Bol A. C. A.*, Preening of two tern species. A study on displacement activities, Behaviour, 13, 1—88 (1958).
1224. *Igel G. J., Calvin A. D.*, The development of affectional responses in infant dogs, J. comp. physiol. Psychol., **53**, 302—305 (1960).
1225. *Ikeda K., Wiersma C. A. G.*, Autogenic rhythmicity in the abdominal ganglia of the crayfish: the control of swimmeret movements, Comp. Biochem. Physiol., 12, 107—115 (1964).
1226. *Immelmann K.*, Beiträge zu einer vergleichenden Biologie australischer Prachtfinken (Spermestidae), Zool. Jb. Syst. Bd., **90**, 1—196 (1962).
1227. *Immelmann K.*, Objektfixierung geschlechtlicher Triebhandlungen bei Prachtfinken, Naturwiss., **52**, 169 (1965).
1228. *Immelmann K.*, Song development in the zebra finch and other Estrildid finches. In Hinde (1969).
1229. *Ingle D.*, Two visual mechanisms underlying the behavior of fish, Psychol. Forschung., **31**, 44—51 (1967—1968).
1230. *Inhelder E.*, Zur Psychologie einiger Verhaltensweisen, besonders des Spiels von Zootieren, Z. Tierpsychol., **12**, 88—144 (1955).
1231. *Isaac D., Marler P.*, Ordering of sequences of singing behaviour of Mistle Thrushes in relation to timing, Anim. Behav., **11**, 179—188 (1963).
1232. *Isaac W.*, Arousal and reaction times in cats, J. comp. physiol. Psychol., 53, 234—236 (1960).
1233. *Ishikawa S.*, Electrical response and function of a bitter substance receptor associated with the maxillary sensilla of the larva of the silkworm, *Bombyx mori* L., J. cell. comp. Physiol., 67, 1—11 (1966).
1234. *Ishiko N., Loewenstein W. R.*, Spontaneous fluctuations in generator potential in a receptor membrane, Nature, 183, 1725—1726 (1959).
1235. *Jacobs H. L.*, Evaluation of the osmotic effects of glucose loads in food satiation, J. comp. physiol. Psychol., **57**, 309—310 (1964).
1236. *Jacobs W.*, Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken, Z. Tierpsychol., Beit., **1**, 1—228 (1953).
1237. *Jacobson M., Gaze R. M.*, Types of visual response from single units in the optic tectum and optic nerve of the goldfish, Q. J. exp. Physiol., **49**, 199—209 (1964).
1238. *Jacobson M., Gaze R. M.*, Selection of appropriate tectal connections by regenerating optic nerve fibers in adult goldfish, Exper. Neurol., **13**, 418—430 (1965).

1239. *Jahn T.*, Optische Gleichgewichtsregelung und zentrale Kompensation bei Amphibien, insbesondere bei der Erdkröte (*Bufo bufo* L.), Z. vergl. Physiol., **43**, 119—140 (1960).
1240. *James H.*, Flicker: an unconditioned stimulus for imprinting, Canad. J. Psychol., **13**, 59—67 (1959).
1241. *James H.*, Imprinting with visual flicker: evidence for a critical period, Cand. J. Psychol., **14**, 13—20 (1960).
1242. *James H.*, Social inhibition of the domestic chick's response to visual flicker, Anim. Behav., 8, 223—224 (1960).
1243. *James W.*, Textbook of Psychology, Macmillan, London, 1892.
1244. *James W. T.*, Social facilitation of eating behavior in puppies after satiation, J. comp. physiol. Psychol., **46**, 427—428, (1953).
1245. *James W. T.*, The effect of satiation on the sucking response in puppies, J. comp. physiol. Psychol., 50, 375—378 (1957).
1246. *James W. T.*, An analysis of esophageal feeding as a form of operant reinforcement in the dog, Psychol. Rep., **12**, 31—39 (1963).
1247. *James W. T.*, Suppression of sucking by food injection in puppies, Psychol. Rep., **13**, 362 (1963).
1248. *James W. T.*, *Gilbert T. F.*, The effect of social facilitation on food intake of puppies fed separately and together for the first 90 days of life, Brit. J. Anim. Behav., 3, 131—133 (1956).
1249. *James W. T.*, *Rollins J.*, Effect of various degrees of stomach loading on the sucking response in puppies, Psychol. Rep., **17**, 844—846 (1965).
1250. *Jander R.*, Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.), Z. vergl. Psysiol., **40**, 162—238 (1957).
1251. *Jander R.*, Insect orientation, Ann. Rev. Entomol., **8**, 95—114 (1963).
1252. *Jander R.*, Die Detektortheorie optischer Auslösemechanismen von Insekten, Z. Tierpsychol., **21**, 302—307 (1964).
1253. *Jander R.*, Die Phylogenie von Orientierungsmechanismen der Arthropoden, Verh. Deutschen Zool. Gesell. Jena, 1965, 266—306 (1965).
1254. *Jander R.*, *Barry C. K.*, Die phototaktische Gegenkopplung von Stirnocellen und Facettenaugen in der Phototropotaxis der Heuschrecken und Grillen, Z. vergl. Physiol., 57, 432—458 (1968).
1255. *Jander R.*, *Waterman T. H.*, Sensory discrimination between polarized light and light intensity patterns by arthropods, J. cell. comp. Physiol., **56**, 137—159 (1960).
1256. *Jander U.*, Untersuchungen zur Stammesgeschichte von Putzbewegungen von Tracheaten, Z. Tierpsychol., 23, 799—844 (1966).
1257. *Janowitz H. D.*, *Grossman M. I.*, Some factors affecting the food intake of normal dogs and dogs with esophagostomy and gastric fistula, Amer. J. Physiol., 159, 143—148 (1949).
1258. *Janowitz H. D.*, *Hanson M. E.*, *Grossman M. I.*, Effects of intravenously administered glucose on food intake in the dog, Amer. J. Physiol., 156, 87—91 (1949).
1259. *Jarmon H.*, *Gerall A. A.*, The effect of food deprivation upon the sexual performance of male guinea pigs, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 306—309 (1961).
1260. *Jarvik M. E.*, *Kopp R.*, Transcorneal electroconvulsive shock and retrograde amnesia in mice, J. comp. physiol. Psychol., 64, 431—433 (1967).
1261. *Jasper H. H.*, Diffuse projection systems: the integrative action of the thalamic system, Electroenceph. clin. Neurophysiol., **1**, 405—420 (1949).
1262. *Jasper H. H.*, Thalamic reticular system. In Sheer (1961).
1263. *Jasper H. H.*, *Proctor L. D.*, *Kaighton R. S.*, *Noshay W. C.*, *Costello R. T.*, Reticular Formation of the Brain, Little, Brown, Boston, 1958.
1264. *Jaynes J.*, Imprinting: the interaction of learned and innate behavior: I. Development and generalization, J. comp. physiol. Psychol., 49, 201—206 (1956).
1265. *Jaynes J.*, Imprinting: the interaction of learned and innate behavior: II. The critical period, J. comp. physiol. Psychol., 50, 6—10 (1957).

1266. *Jaynes J.*, Imprinting: the interaction of learned and innate behavior: III. Practice effects on performance, retention and fear, J. comp. physiol. Psychol., 51, 234—237 (1958).
1267. *Jaynes J.*, Imprinting: the interaction of learned and innate behavior: IV. Generalization and emergent discrimination, J. comp. physiol. Psychol., 51, 238—242 (1958).
1268. *Jenkins H. M.*, *Harrison R. H.*, Effect of discrimination training on auditory generalization, J. exp. Psychol., 59, 246—253 (1960).
1269. *Jenkins J. J.*, *Hanratty J. A.*, Drive intensity discrimination in the albino rat, J. comp. physiol. Psychol., 42, 228—232 (1949).
1270. *Jennings H. S.*, Behavior of the Lower Organisms, Columbia Univ. Press, New York (1906).
1271. *Jensen D. D.*, Operationism and the question «Is this behavior learned or innate?», Behaviour, 17, 1—8 (1961).
1272. *Johnsgard P. A.*, The taxonomy of the Anatidae — a behavioural analysis, Ibis, 103a, 71—85 (1961).
1273. *Johnson D. L.*, Honey bees: do they use direction information contained in their dance maneuver? Science, 155, 844—847 (1967).
1274. *Johst V.*, Vergleichende Untersuchung des agonistischen Verhaltens einiger Arten von *Clethrionomys*, Z. Tierpsychol., 24, 558—579 (1967).
1275. *Jolly A.*, Choice of cue in Prosimian lerning, Anim. Behav., 12, 571—577 (1964).
1276. *Jolly A.*, Prosimians' manipulation of simple object problems, Anim. Behav., 12, 560—570 (1964).
1277. *Jolly A.*, Lemur Behavior. Univ. of Chicago, 1966.
1278. *Joly J.*, Sur l'éthologie sexuelle de *Salamandra salamandra* (L.), Z. Tierpsychol., 23, 8—27 (1966).
1279. *Jones F. R. H.*, Photo-kinesis in the ammocoete larva of the brook lamprey, J. exp. Biol., 32, 492—503 (1955).
1280. *Joslin J.*, *Fletcher H.*, *Emlen J.*, A comparison of the responses to snakes of lab- and wild-reared rhesus macaques, Anim. Behav., 12, 348—352 (1964).
1281. *Jouvet M.*, *Desmedt J. E.*, Contrôle central des messages acoustiques afférents, C. R. Acad. Sci., 243, 1916—1917 (1956).
1282. *Jouvet M.*, *Lapras C.*, Variations des réponses électriques somesthésiques au niveau du thalamus chez l'homme au cours de l'attention, C. R. Soc. Biol., 153, 98—101 (1959).
1283. *Jung R.*, *Hassler R.*, The extrapyramidal motor system. «Handbook of Physiology», Sec. 1, Vol. 2, Ed. J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Amer. Physiol. Soc., Washington, 1960.
1284. *Kaess D. W.*, *Wilson J. P.*, Modification of the rat's avoidance of visual depth, J. comp. physiol. Psychol., 58, 151—152 (1964).
1285. *Kagan J.*, Differential reward value of incomplete and complete sexual behavior, J. comp. physiol. Psychol., 48, 59—64 (1955).
1286. *Kagan J.*, *Beach F. A.*, Effects of early experience on mating behavior in male rats, J. comp. physiol. Psychol., 46, 204—208 (1953).
1287. *Kagan J.*, *Berkun M.*, The reward value of running activity, J. comp. physiol. Psychol., 47, 108 (1954).
1288. *Kahl M. P.*, Comparative ethology of the Ciconiidae. Part I. The Marabou stork *Leptoptilos crumeniferus*, Behaviour, 27, 76—106 (1966).
1289. *Kahn M. W.*, The effect of severe defeat at various age levels on the aggressive behavior of mice, J. genet. Psychol., 79, 117—130 (1951).
1290. *Kalish H. I.*, Strength of fear as a function of the number of acquisition and extinction trials, J. exp. Psychol., 47, 1—9 (1954).
1291. *Kalmus H.*, Über die Natur des Zeitgedächtnisses der Bienen, Z. vergl. Physiol., 20, 405—419 (1934).
1292. *Kalmus H.*, Regulation and Control in Living Systems, Wiley, New York, 1966.
1293. *Kalter J.*, *Warkang J.*, Experimental production of congenital malformations in mammals by metabolic procedure, Physiol. Rev., 39, 69—115 (1959).

1294. *Kamback M. C.*, Effects of food deprivation on object and non-object directed behavior in the rat, Psychon. Sci., **5**, 107—108 (1966).
1295. *Kammer A. E.*, Muscle activity during flight in some large Lepidoptera, J. exp. Biol., **47**, 277—295 (1967).
1296. *Kammer A. E.*, Motor pattern during flight and warm-up in Lepidoptera, J. exp. Biol., 48, 89—109 (1968).
1297. *Kandel E. R., Spencer W. A.*, Cellular neurophysiological approaches in the study of learning, Physiol. Rev., 48, 65—134 (1968).
1298. *Karlson P., Butenandt A.*, Pheromones (ectohormones) in insects, Ann. Rev. Ent., **4**, 39—58 (1959).
1299. *Kästle W.*, Verhaltensstudien an Taggeckonen der Gattungen *Lygodactylus* und *Phelsuma*, Z. Tierpsychol., **21**, 486—507 (1964).
1300. *Katz D.*, Animals and Men, Longmans Green, New York, 1937.
1301. *Kaufman I. C., Hinde R. A.*, Factors influencing distress calling in chicks, with special reference to temperature changes and social isolation, Anim. Behav., 9, 197—204 (1961).
1302. *Kaufman I. C., Rosenblum L. A.*, Depression in infant monkeys separated from their mothers, Science, **155**, 1030—1031 (1967).
1303. *Kaufmann H.*, Definitions and methodology in the study of aggression, Psychol. Bull., **64**, 351—364 (1965).
1304. *Kavanau J. L.*, Twilight transitions and biological rhythmicity, Nature, **194**, 1293—1295 (1962).
1305. *Kavanau J. L.*, Compulsory regime and control of environment in animal behavior: I. Wheel running, Behaviour, **20**, 251—281 (1963).
1306. *Kavanau J. L.*, Wheel running preferences of mice, Z. Tierpsychol., **23**, 858—866 (1966).
1307. *Kavanau J. L.*, Behavior of captive white-footed mice, Science, **155**, 1623—1639 (1967).
1308. *Kavanau J. L.*, Activity and orientational responses of white-footed mice to light, Nature, 218, 245—252 (1968).
1309. *Kear J.*, Food selection in finches with special reference to interspecific differences, Proc. Zool. Soc. Lond., **138**, 163—204 (1962).
1310. *Kear J.*, Wildfowl Trust 18th Annual Report, 122—124 (1967).
1311. *Keeler C. E., King H. D.*, Multiple effects of coat color genes in the Norway rat, with special reference to temperament and domestication, J. comp. Psychol., 34, 241—250 (1942).
1312. *Keenleyside M. H. A.*, Some aspects of the schooling behaviour of fish, Behaviour, 8, 183—248 (1955).
1313. *Keenleyside M. H. A., Yamamoto F. T.*, Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), Behaviour, **19**, 139—169 (1962).
1314. *Keesey R. E.*, Duration of stimulation and the reward properties of hypothalamic stimulation, J. comp. physiol. Psychol., 58, 201—207 (1964).
1315. *Keesey R. E.*, Hypothalamic stimulation as a reinforcer of discrimination learning, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 231—236 (1966).
1316. *Kelleher R. T.*, Chaining and conditioned reinforcement. In Honig (1966).
1317. *Keller F. S.*, Light-aversion in the white rat, Psychol. Rec., **4**, 235—250 (1941).
1318. *Keller F. S., Hill L. M.*, Another «insight» experiment, J. genet. Psychol., 48, 484—489 (1936).
1319. *Kellogg W. N.*, Communication and language in the home-raised chimpanzee, Science, **162**, 423—427 (1968).
1320. *Kendig J. J.*, Motor neurone coupling in locust flight, J. exp. Biol., 48, 389—404 (1968).
1321. *Kendler H. H.*, The influence of simultaneous hunger and thirst drives upon the learning of two opposed spatial responses of the white rat, J. exp. Psychol., 36, 212—220 (1946).
1322. *Kendler H. H., Gasser W. P.*, Variables in spatial learning: I. Number of reinforcements during training, J. comp. physiol. Psychol., **41**, 178—187 (1948).

1323. *Kennedy D.*, *Takeda K.*, Reflex control of abdominal flexor muscles in the crayfish. II. The tonic system, J. exp. Biol., 43, 229—246 (1965).
1324. *Kennedy G. C.*, The role of depot fat in the hypothalamic control of food intake in the rat, Proc. Roy. Soc. B, 140, 578—592 (1953).
1325. *Kennedy J. S.*, Classification and nomenclature of animal behaviour, Nature, 156, 754 (1945).
1326. *Kennedy J. S.*, Is modern ethology objective? Brit. J. Anim. Behav., 2, 12—19 (1954).
1327. *Kennedy J. S.*, The experimental analysis of aphid behaviour and its bearing on current theories of instinct, Proc. 10th Int. Cong. Entom., Montreal, 2, 397—404 (1958).
1328. *Kennedy J. S.*, Coordination of successive activities in an aphid. Reciprocal effects of settling on flight, J. exp. Biol., 43, 489—509 (1965).
1329. *Kennedy J. S.*, The balance between antagonistic induction and depression of flight activity in *Aphis fabae* Scopoli, J. exp. Biol., 45, 215—228 (1966).
1330. *Kennedy J. S.*, *Booth C. O.*, Coordination of successive activities in an aphid, The effect of flight on the settling responses, J. exp. Biol., 40, 351—369 (1963).
1331. *Kennedy J. S.*, *Booth C. O.*, Coordination of successive-activities in an aphid, Depression of settling after flight, J. exp. Biol., 41, 805—824 (1964).
1332. *Kent G. C.*, *Liberman R. J.*, Induction of psychic estrus in the hamster with progesterone administered via the lateral brain ventricle, Endocrinology, 45, 29—32 (1949).
1333. *Kerfoot W. B.*, Dorsal light receptors, Nature, 215, 305—306 (1967).
1334. *Kerkut G. A.*, *Taylor B. J. R.*, The effect of temperature changes on the activity of poikilotherms, Behaviour, 13, 259—279 (1958).
1335. *Kerpelman L. C.*, Preexposure to visually presented forms and nondifferential reinforcement in perceptual learning, J. exp. Psychol., 69, 257—262 (1965).
1336. *Kessen W.*, Sucking and looking: two organized congenital patterns of behavior in the human newborn. In Stevenson et al. (1967).
1337. *Khavari K. A.*, *Russell R. W.*, Acquisition, retention, and extinction under conditions of water deprivation and of central cholinergic stimulation, J. comp. physiol. Psychol., 61, 339—345 (1966).
1338. *Kiernan C. C.*, Effect of food deprivation and unconditioned operant pretests on bar pressing for light in the albino rat, J. comp. physiol. Psychol., 60, 268—271 (1965).
1339. *Kimble D. P.*, *Ray R. S.*, Reflex habituation and potentiation in *Rana pipiens*, Anim. Behav., 13, 530—533 (1965).
1340. *Kimble G. A.*, Classical and instrumental conditioning: one process or two? Proc. 18th Int. Cong. Psychol., Moscow., 1, 110 (1966).
1341. *Kincaid J. P.*, Different temporal gradients of retrograde amnesia produced by metrazol or electroconvulsive shock, Psychon. Sci., 11, 329—330 (1968).
1342. *Kinder E. F.*, A study of the nest-building activity of the albino rat, J. exp. Zool., 47, 117—161 (1927).
1343. *King D. L.*, A review and interpretation of some aspects of the infantmother relationship in mammals and birds, Psychol. Bull., 65, 143—155 (1966).
1344. *King J. A.*, *Eleftheriou B. E.*, Effects of early handling upon adult behavior in two subspecies of deermice, *Peromyscus maniculatus*, J. comp. physiol. Psychol., 52, 82—88 (1959).
1345. *King J. A.*, *Gurney N. L.*, Effect of early social experience on adult aggressive behavior in C57BL/10 mice, J. exp. physiol. Psychol., 47, 326—330 (1954).
1346. *King J. A.*, *Weisman R. G.*, Sand digging contingent upon bar pressing in deermice (*Peromyscus*), Anim. Behav., 12, 446—450 (1964).
1347. *King J. E.*, *Flaningam M. R.*, *Rees W. W.*, Delayed response with different delay conditions by squirrel monkeys and fox squirrels, Anim. Behav., 16, 271—275 (1968).
1348. *Kinosita H.*, *Okajima A.*, Analysis of shell-searching behavior of the land hermit-crab, *Coenobita rugosus*, H. Milne Edwards, J. Faculty of Science Sec. IV, 11, 293—358 (1968).

1349. *Kirby R. H.*, Acquisition, extinction and retention of an avoidance response in rats as a function of age, J. comp. physiol. Psychol., **56**, 158—162 (1963).
1350. *Kirkman F. B.*, Bird Behaviour, Nelson, London, 1937.
1351. *Kish G. B.*, Learning when the onset of illumination is used as reinforcing stimulus, J. comp. physiol. Psychol., 48, 261—264 (1955).
1352. *Kish G. B.*, Studies of sensory reinforcement. In Honig (1966).
1353. *Kish G. B., Barnes G. W.*, Reinforcing effects of manipulation in mice, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 713—715 (1961).
1354. *Kish G. B., Baron A.*, Satiation of sensory reinforcement, J. comp. physiol. Psychol., 55, 1007—1010 (1962).
1355. *Kislak J. W., Beach F. A.*, Inhibition of aggressiveness by ovarian hormones, Endocrinology, 56, 684—692 (1955).
1356. *Klausewitz W.*, Die Korrelation von Verhaltensphysiologie und Farbphysiologie bei *Agama cyanogaster atricollis*, Z. Tierpsychol., **10**, 169—180 (1953).
1357. *Kling J. W., Horowitz L., Delhagen J. E.*, Light as a positive reinforcer for rat responding, Psychol. Rep., **2**, 337—340 (1956).
1358. *Klinghammer E.*, Factors influencing choice of mate in altricial birds. In Stevenson et al. (1967).
1359. *Klinghammer E., Hess E. H.*, Parental feeding in ring doves *(Streptopelia roseogrisea)*: innate or learned? Z. Tierpsychol., **21**, 338—347 (1964).
1360. *Klopfer P. H.*, An experiment on empathic learning in ducks, Amer. Naturalist, 91, 61—63 (1957).
1361. *Klopfer P. H.*, An analysis of learning in young Anatidae, Ecology, **40**, 90—102 (1959).
1362. *Klopfer P. H.*, Social interactions in discrimination learning with special reference to feeding behavior in birds, Behaviour, **14**, 282—299 (1959).
1363. *Klopfer P. H.*, Behavioral Aspects of Ecology, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J., 1962.
1364. *Klopfer P. H.*, Behavioral aspects of habitat selection: the role of early experience, Wilson Bull., 75, 15—22 (1963).
1365. *Klopfer P. H.*, Behavioral stereotypy in birds, Wilson Bull., **79**, 290—300 (1967).
1366. *Klopfer P. H., Gamble J.*, Maternal «imprinting» in goats: the role of chemical senses, Z. Tierpsychol., 23, 588—592 (1966).
1367. *Klopfer P. H., Hailman J. P.*, Perceptual preferences and imprinting in chicks, Science, **145**, 1333-1334 (1964).
1368. *Klopfer P. H., Klopfer M. S.*, Maternal «imprinting» in goats: fostering of alien young, Z. Tierpsychol., 25, 862—866 (1968).
1369. *Knoll M.*, Über das Tages- und Dämmerungssehen des Grasfrosches *(Rana temporaria* L.) nach Aufzucht in veränderten Lichtbedingungen, Z. vergl. Physiol., 35, 42—70 (1953).
1370. *Koch S.*, Psychology. a Study of a Science: Study I, Vols 1 and 2, McGraw-Hill, New York, 1959.
1371. *Koepke J. E., Pribram K. H.*, Habituation of GSR as a function of stimulus duration and spontaneous activity, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 442—448 (1966).
1372. *Koepke J. E., Pribram K. H.*, Effect of food reward on the maintenance of sucking behavior during infancy, Proc. 75th Ann. Conv. Amer. Psychol. Assoc., 111—112 (1967).
1373. *Koffka K.*, Principles of Gestalt Psychology, Harcourt Brace, New York, 1935.
1374. *Köhler I.*, Ueber Aufbau und Wandlungen der Wahrnehmungswelt, Sitzungsber., Oest. Akad. Wiss., **227**, 1—118 (1951).
1375. *Köhler O.*, «Zählende» Voegel und vergleichende Verhaltensforschung, Acta XI Congr. Int. Orn., 1954, 588—598 (1955).
1376. *Köhler W.*, The Mentality of Apes, Harcourt Brace, New York, 1925.
1377. *Kohn M.*, Satiation of hunger from food injected directly into the stomach versus food ingested by mouth, J. comp. physiol. Psychol., **44**, 412—422 (1951).

1378. *Kolb E.*, Untersuchungen über zentrale Kompensation und Kompensationsbewegungen einseitig enstateter Frösche, Z. vergl. Physiol., **37**, 136—160 (1955).
1379. *Komisaruk B. R.*, Effects of local brain implants of progesterone on reproductive behavior in ring doves, J. comp. physiol. Psychol., **64**, 219—224 (1967).
1380. *Komisaruk B. R., McDonald P. G., Whitmoyer D. I., Sawyer C. H.*, Effects of progesterone and sensory stimulation on EEG and neuronal activity in the rat, Exp. Neurol., **19**, 494—507 (1967).
1381. *Konishi M.*, The role of auditory feedback in the vocal behavior of the domestic fowl, Z. Tierpsychol., **20**, 349—367 (1963).
1382. *Konishi M.*, Effects of deafening on song development in two species of Juncos, Condor, **66**, 85—102 (1964).
1383. *Konishi M.*, Effects of deafening on song development in American robins and black-headed grosbeaks, Z. Tierpsychol., **22**, 584—599 (1965).
1384. *Konishi M.*, The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow, Z. Tierpsychol., **22**, 770—783 (1965).
1385. *Konishi M.*, The attributes of instinct, Behaviour, **27**, 316—328 (1966).
1386. *Konishi M., Nottebohm F.*, Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In Hinde (1969).
1387. *Konorski J.*, Conditioned Reflexes and Neuron Organization, Cambridge Univ. Press, 1948.
1388. *Konorski J.*, The role of central factors in differentiation, Proc. Int. Union Physiol. Sci., **3**, 318—329 (1962).
1389. *Koronakos C., Arnold W. J.*, The formation of learning sets in rats, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 11—14 (1957).
1390. *Kortlandt A.*, Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des Mitteleuropäischen Kormorans *(Phalacrocorax carbo sinensis)*, Arch. néerl. Zool., **14**, 401—442 (1940).
1391. *Kortlandt A.*, How do chimpanzees use weapons when fighting leopards? Amer. Philos. Soc. Year Book., 1965, 327—332 (1965).
1392. *Kovach J. K.*, Effects of autonomic drugs on imprinting, J. comp. physiol. Psychol., **57**, 183—187 (1964).
1393. *Kovach J. K., Fabricius E., Fält L.*, Relationships between imprinting and perceptual learning, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 449—454 (1966).
1394. *Kovach J. K., Kling A.*, Mechanisms of neonate sucking behaviour in the kitten, Anim. Behav., **15**, 91—101 (1967).
1395. *Kovach J. K., Paden P., Wilson G.*, Stimulus variables in the elicitation and short-range reversibility of early approach and following responses, J. comp. physiol. Psychol., **66**, 175—178 (1968).
1396. *Kozak W., Rodieck R. W., Bishop P. O.*, Responses of single units in lateral geniculate nucleus of cat to moving visual patterns, J. Neurophysiol., **28**, 19—47 (1965).
1397. *Kramer G.*, Experiments on bird orientation, Ibis, **94**, 265—285 (1952).
1398. *Kramer G.*, Experiments on bird orientation and their interpretation, Ibis, **99**, 196—227 (1957).
1399. *Kramer G.*, Recent experiments on bird orientation, Ibis, **101**, 399—416 (1959).
1400. *Kramer G.*, Long distance orientation. In «Biology and Comparative Physiology of Birds», Ed. A. J. Marchall, Academic Press, New York, 1961.
1401. *Kramer G., St. Paul U. von*, Über angeborenes und erworbenes Feinderkennen beim Gimpel *(Pyrrhula pyrrhula* L.), Behaviour, **3**, 243—251 (1951).
1402. *Krames L., Carr W. J.*, The effect of previous visual experience upon the response to depth in domestic chickens, Psychon. Sci., **10**, 249—250 (1968).
1403. *Krames L., Costanzo D. J., Carr W. J.*, Responses of rats to odors from novel versus original sex partners, Proc. 75th Ann. Conv. Amer. Psychol. Ass., 117—118 (1967).
1404. *Krasne F. B.*, Escape from recurring tactile stimulation in *Branchiomma vesiculosum*, J. exp. Biol., **42**, 307—322 (1965).

1405. *Krasne F. B.*, Decreased tolerance of hypothalamic hyperphagics to quinine in drinking water, Psychon. Sci., 4, 313—314 (1966).
1406. *Krasne F. B.*, *Roberts A.*, Habituation of the crayfish escape response during release from inhibition induced by picrotoxin, Nature, 215, 769—770 (1967).
1407. *Kravitz J. H.*, *Wallach H.*, Adaptation to displaced vision contingent upon vibrating stimulation, Psychonomic Sci., 6, 465—466 (1966).
1408. *Krechevsky I.*, Brain mechanisms and variability I, II and III, J. comp. Psychol., 23, 121—138, 139—164, 351—364 (1937).
1409. *Krieckhaus E. E.*, *Wolf G.*, Acquisition of sodium by rats, J. comp. physiol. Psychol., 65, 197—201 (1968).
1410. *Kruijt J. P.*, Imprinting in relation to drive interactions in Burmese red junglefowl, Symp. Zool. Soc. Lond., 8, 219—226 (1962).
1411. *Kruijt J. P.*, Ontogeny of social behaviour in Burmese red junglefowl (*Gallus gallus spadiceus* Bonnaterre), Behaviour Suppl., 12 (1964).
1412. *Kuczka H.*, Verhaltensphysiologische Untersuchungen über die Wischhandlung der Erdkröte (*Bufo bufo* L.), Z. Tierpsychol., 13, 185—207 (1956).
1413. *Kuehn R. E.*, *Beach F. A.*, Quantitative measurement of sexual receptivity in female rats, Behaviour, 21, 282—299 (1963).
1414. *Kuenzer E.*, *Kuenzer P.*, Untersuchungen zur Brutpflege der Zwergcichliden *Apistogramma reitzigi* und *A. borellii*, Z. Tierpsychol., 19, 56—83 (1962).
1415. *Kuenzer P.*, Verhaltensphysiologische Untersuchungen über das Zucken des Regenwurms, Z. Tierpsychol., 15, 31—49 (1958).
1416. *Kuenzer P.*, Die Auslösung der Nachfolgereaktion bei erfahrungslosen Jungfischen von *Nannacara anomala* (Cichlidae), Z. Tierpsychol., 25, 257—314 (1968).
1417. *Kuffler S. W.*, Discharge patterns and functional organization of mammalian retina, J. Neurophysiol., 16, 37—68 (1953).
1418. *Kuffler S. W.*, *FitzHugh R.*, *Barlow H. B.*, Maintained activity in the cat's retina in light and darkness, J. gen. Physiol., 40, 683—702 (1957).
1419. *Kühme W.*, Beobachtungen am afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana* Blumenbach) in Gefangenschaft, Z. Tierpsychol., 18, 285—296 (1961).
1420. *Kühme W.*, Das Schwarmverhalten elterngeführter Jungcichliden (Picses), Z. Tierpsychol., 19, 513—538 (1962).
1421. *Kühme W.*, Ergänzende Beobachtungen an afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana* Blumenbach 1797) in Freigehege, Z. Tierpsychol., 20, 66—79 (1963).
1422. *Kühn A.*, Die Orientierung der Tiere im Raum, Jena, 1919.
1423. *Kunkel P.*, Zum Verhalten einiger Prachtfinken (Estrilidinae), Z. Tierpsychol., 16, 302—350 (1959).
1424. *Kunkel P.*, Bewegungsformen, Sozialverhalten, Balz und Nestbau des Gangesbrillenvogels (*Zosterops palpebrosa* Temm.), Z. Tierpsychol., 19, 559—576 (1962).
1425. *Kunkel P.*, Displays facilitating sociability in waxbills of the genera *Estrilda* and *Lagonosticta* (Fam. Estrilidinae), Behaviour, 29, 237—261 (1967).
1426. *Kuo Z. Y.*, Ontogeny of embryonic behavior in Aves: IV. The influence of embryonic movements upon the behavior after hatching, J. comp. Psychol., 14, 109—122 (1932).
1427. *Kuo Z. Y.*, The Dynamics of Behaviour Development, Random House, New York, 1967.
1428. *Kurtz K. H.*, *Siegel A.*, Conditioned fear and magnitude of startle response, J. comp. physiol. Psychol., 62, 8—14 (1966).
1429. *Kutscher C.*, Inhibition of drinking in thirsty rats by food deprivation: measures of potential internal stimuli, Proc. 75th Ann. Conv. Amer. Psychol. Assoc., 113—114 (1967).
1430. *Lacey J. I.*, Somatic response patterning and stress: some revisions of activation theory. Paper delivered at a symposium on «Issues in Stress», York University, Toronto, Canada, May 10—12, 1965 (1966).
1431. *Lacey J. I.*, *Kagan J.*, *Lacey B. C.*, *Moss H. A.*, The visceral level: situation determinants and behavioral correlates of autonomic response patterns.

In «Expression of the Emotions in Man», Ed. P. H. Knapp, International Univ. Press, New York, 1963.
1432. *Lack D.*, The behaviour of the robin: I and II, Proc. Zool. Soc. Lond. A, 109, 169—178 (1939).
1433. *Lack D.*, Darwin's Finches, Cambridge Univ. Press, 1947.
1434. *Lack D.*, Population Studies of Birds, Oxford Univ. Press, 1966.
1435. *Lade B. I.*, *Thorpe W. H.*, Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour, Nature, 202, 366—368 (1964).
1436. *Lagerspetz K.*, Studies on the aggressive ve behaviour of mice, Suomalaisen Tiedeakatemian Toimituksia, Ann. Acad. Scient. Fenn., 131, 1—131 (1964).
1437. *Lal H.*, Operant control of vocal responding in rats, Psychon. Sci., 8, 35—36 (1967).
1438. *Landreth H. F.*, *Ferguson D. E.*, Newts: sun-compass orientation Science, 158, 1459—1461 (1967).
1439. *Landreth H. F.*, *Ferguson D. E.*, The sun compass of Fowler's toad *Bufo woodhousei* Fowleri, Behaviour, 30, 27—43 (1968).
1440. *Langworthy O. R.*, A correlated study of the development of reflex action in fetal and young kittens and the myelinization of tracts in the nervous system, Contr. Embryol. Carneg. Inst., 20, 127—171 (1929).
1441. *Lannoy J. de*, Zur Prägung von Instinkthandlungen, Z. Tierpsychol., 24, 162—200 (1967).
1442. *Lanyon W. E.*, The comparative biology of the meadowlarks in Wisconsin, Pub. Nuttall Ornith Club., 1, Cambridge, Mass., 1957.
1443. *Lanyon W. E.*, The ontogeny of vocalisations in birds. In «Animal Sounds and Communication», Amer. Inst. Biol. Sciences, 7 (1960).
1444. *Larimer J. L.*, *Tindel J. R.*, Sensory modifications of heart rate in crayfish, Anim. Behav., 14, 239—245 (1966).
1445. *Larsson K.*, Conditioning and Sexual Behavior in the Male Albino Rat, Almquist and Wiksell, Stockholm, 1956.
1446. *Larsson K.*, Aftereffects of copulatory activity of the male rat: II, J. comp. physiol. Psychol., 51, 417—420 (1958).
1447. *Larsson K.*, Experience and maturation in the development of sexual behaviour in male puberty rat, Behaviour, 14, 101—107 (1959).
1448. *Larsson K.*, The effect of restraint upon copulatory behaviour in the rat, Anim. Behav., 7, 23—25 (1959).
1449. *Larsson K.*, Spreading cortical depression and the mating behaviour in male and female rats, Z. Tierpsychol., 19, 321—331 (1962).
1450. *Larsson K.*, Non-specific stimulation and sexual behaviour in the male rat, Behaviour, 20, 110—114 (1963).
1451. *Larsson K.*, Mating behavior in male rats after cerebral cortex ablation, J. exp. Zool., 155, 203—213 (1964).
1452. *Larsson K.*, Effects of neonatal castration and androgen replacement therapy upon the development of the mating behavior of the male rat, Z. Tierpsychol., 24, 471—475 (1967).
1453. *Larsson K.*, Testicular hormone and developmental changes in mating behaviour of the male rat, J. comp. physiol. Psychol., 63, 223—230 (1967).
1454. *Larsson S.*, On the hypothalamic organisation of the nervous mechanism regulating food intake, Acta physiol. scand., 32, Suppl. 115, 1—40 (1954).
1455. *Lashley K. S.*, The accuracy of movement in the absence of excitation from the moving organ, Amer. J. Physiol., 43, 169 194 (1917).
1456. *Lashley K. S.*, The mechanism of vision: I. A method for rapid analysis of pattern-vision in the rat, J. genet. Psychol., 37, 453—460 (1930).
1457. *Lashley K. S.*, Experimental analysis of instinctive behavior, Psychol. Rev., 45, 445—471 (1938).
1458. *Lashley K. S.*, The mechanism of vision: XV. Preliminary studies of the rat's capacity for detail vision, J. gen. Psychol., 18, 123—193 (1938).
1459. *Lashley K. S.*, The problem of serial order in behavior. In «Cerebral Mechanisms in Behavior», Ed. L. A. Jeffress, Wiley, New York, 1951.

1460. *Lashley K. S.*, Functional interpretation of anatomic patterns, Proc. Ass. Res. Nerv. Ment. Dis., **30**, 529—547 (1952).
1461. *Lashley K. S.*, *Ball J.*, Spinal conduction and kenesthetic sensitivity in the maze habit, J. comp. Psychol., **9**, 71—105 (1929).
1462. *Lashley K. S.*, *Russell J. T.*, The mechanism of vision: XI. A preliminary test of innate organisation, J. genet. Psychol., 45, 136—144 (1934).
1463. *Lashley K. S.*, *Wade M.*, The Pavlovian theory of generalization, Psychol. Rev., **53**, 72—87 (1946).
1464. *Lassek A. M.*, *Mayer E. K.*, An ontogenetic study of motor deficits following dorsal brachial rhizotomy, J. Neurophysiol. 16, 247—251 (1953).
1465. *Laszlo J. I.*, Training of fast tapping with reduction of kinaesthetic, tactile visual and auditory sensations, Q. J. exp. Psychol., 19, 344—349 (1967).
1466. *Lát J.*, Factors affecting the basic non-specific tonus of the central nervous system. In «Central and Peripheral Mechanisms of Motor Functions», Ed. A. Gutman and P. Hník, Proc. Conf. Czech. Acad. Sci. Prague, 225—263 (1963).
1467. *Lát J.*, Self selection of dietary components. «Handbook of Physiology **6**, 1', Ed. C. F. Code, 367—386, Amer. Psychol. Soc., 1967.
1468. *Lát J.*, Nutrition, learning and adaptive capacity. In «The Chemical Senses and Nutrition», Ed. M. R. Kara and O. Maller, Johns Hopkins, Baltimore, 1967.
1469. *Lát J.*, *Gollová-Hémon E.*, Permanent effects of nutrition and endocrinological intervention in early ontogeny on the level of non-specific excitability and on lability (emotionality), Ann. N. Y. Acad. Sci. (1969).
1470. *Lát J.*, *Widdowson E. M.*, *McCance R. A.*, Some effects of accelerating growth. III. Behaviour and nervous activity, Proc. Roy. Soc. B, **153**, 347—356 (1960).
1471. *Lawick-Goodall J. van*, Mother-offspring relationship in free-ranging chimpanzees. In Morris (1967).
1472. *Lawick-Goodall J. van*, Behaviour of free-living chimpanzees of the Gombe Stream area, Anim. Behav. Monogr., **3**, 1968.
1473. *Lawick-Goodall J. van*, *Lawick H. van*, Use of tools by the Egyptian vulture, *Neophron percnopterus*, Nature, **212**, 1468—1469 (1966).
1474. *Lawrence D. H.*, Acqnired distinctiveness of cues: I. Transfer between discriminations on the basis of familiarity with the stimulus, J. exp. Psychol., 39, 770—784 (1949).
1475. *Lawrence D. H.*, Acquired distinctiveness of cues: II. Selective association in a constant stimulus situation, J. exp. Psychol., **40**, 175—188 (1950).
1476. *Lawrence D. H.*, *Mason W. A.*, Food intake in the rat as a function of deprivation intervals and feeding rhythms, J. comp. physiol. Psychol., 48, 267—271 (1955).
1477. *Leblond C. P.*, *Nelson W. O.*, Maternal behavior in hypophysectomized male and female mice, Amer. J. Physiol., **120**, 160—172 (1937).
1478. *Lee-Teng E.*, Retrogade amnesia in relation to current intensity and seizure pattern in chicks, Proc. 75th Ann. Conv. Amer. Psychol. Assoc., 87—88 (1967).
1479. *Lehr E.*, Experimentelle Universuchungen an Affen und Halbaffen über Generalization von Insekten- und Blütenabbildungen, Z. Tierpsychol., **24**, 208—244 (1967).
1480. *Lehrman D. S.*, A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour, Quart. Rev. Biol., 28, 337—363 (1953).
1481. *Lehrman D. S.*, The physiological basis of parental feeding behaviour in the Ring Dove *(Streptopelia risoria)*, Behaviour **7**, 241—286 (1955).
1482. *Lehrman D. S.*, Gonadal hormones and parental behavior in birds and infrahuman mammals. In Young (1961).
1483. *Lehrman D. S.*, Interaction of hormonal and experiential influences on development of behavior. In Bliss (1962).
1484. *Lehrman D. S.*, Interaction between internal and external environments in the regulation of the reproductive cycle of the ring dove. In Beach (1965).

1485. *Lehrman D. S., Hinde R. A., Shaw E.*, Advances in the Study of Behavior, Vol. 1, Academic Press, New York, 1965.
1486. *Lehrman D. S., Wortis R. P.*, Previous breeding experience and hormone-induced incubation behavior in the ring dove, Science, **132**, 1667—1668 (1960).
1487. *Le Magnen J.*, Les phénomènes olfacto-sexuels chez le rat blanc, Arch. Sci. Physiol., 6, 295—331 (1952).
1488. *Le Magnen J.*, L'olfaction, J. physiol. path. gén., 45, 285—326 (1953).
1489. *Lemon R. E.*, The response of cardinals to songs of different dialects, Anim. Behav., **15**, 538—545 (1967).
1490. *Lenneberg E. H.*, Biological Foundations of Language, Wiley, New York, 1967.
1491. *Lester D.*, Two tests of a fear motivated theory of exploration, Psychon. Sci., **10**, 385—386 (1968).
1492. *Lester D., Cheses K. T.*, Effects of deprivation upon aggression in rats, Psychol. Rep., **22**, 1129—1133 (1968).
1493. *Lettvin J. Y., Maturana H. R., McCulloch W. S., Pitts W. H.*, What the frog's eye tells the frog's brain, Proc. Instit. Radio Engrs., **47**, 1940—1951 (1959).
1494. *Lettvin J. Y., Maturana H. R., Pitts W. H., McCulloch W. S.*, Two remarks on the visual system of the frog. In Rosenblith (1961).
1495. *Leuba C.*, Toward some integration of learning theories: the concept of optimal stimulation, Psychol. Rep., **1**, 27—33 (1955).
1496. *Levick W. R.*, Receptive fields and trigger features of ganglion cells in the visual streak of the rabbit's retina, J. Physiol., **188**, 285—307 (1967).
1497. *Levin H., Forgays D. G.*, Learning as a function of sensory stimulation of various intensities, J. comp. physiol. Psychol., 52, 195—201 (1959).
1498. *Levine L., Barsel G. E., Diakow C. A.*, Interaction of aggressive and sexual behavior in male mice, Behaviour, 25, 272—280 (1965).
1499. *Levine L., Diakow C. A., Barsel G. E.*, Interstrain fighting in male mice, Anim. Behav., **13**, 52—58 (1965).
1500. *Levine S.*, The role of irrelevant drive stimuli in learning, J. exp. Psychol., **45**, 410—416 (1953).
1501. *Levine L.*, Infantile experience and resistance to physiological stress, Science, **126**, 405 (1957).
1502. *Levine S.*, The effects of infantile experience on adult behavior. In «Experimental Foundations of Clinical Psychology», Ed. A. J. Becrach, Basic Books, New York, 1962.
1503. *Levine S.*, Some effects of stimulation in infancy, Little Club Clinics in Developmental Medicine, No. 7, Heinemann, London, 1962.
1504. *Levine S.*, Plasma-free corticosteroid response to electric shock in rats stimulated in infancy, Science, **135**, 795—796 (1962).
1505. *Levine S.*, The psychophysiological effect of early stimulation. In Bliss (1962).
1506. *Levine S.*, Maternal and environmental influences on the adrenocortical response to stress in weanling rats, Science, 156, 258—260 (1967).
1507. *Levine S., Alpert M.*, Differential maturation of the central nervous system as a function of early experience, Arch. gen. Psychiat., **1**, 403—405 (1959).
1508. *Levine S., Chevalier J. A., Korchin S. J.*, The effects of early shock and handling on later avoidance learning, J. Pers., **24**, 475—493 (1956).
1509. *Levine S., Mullins R. F.*, Hormonal influence on brain organization in infant rats, Science, **152**, 1585—1592 (1966).
1510. *Levison C. A., Levison P. K., Norton H. P.*, Effects of early visual conditions on stimulation-seeking behavior in infant rhesus monkeys, Psychon. Sci., **11**, 101—102 (1968).
1511. *Levison P. K., Flynn J. P.*, The objects attacked by cats during stimulation of the hypothalamus, Anim. Behav., **13**, 217—220 (1965).
1512. *Lewis D. J., Adams H. E.*, Retrograde amnesia from conditioned competing responses, Science, **141**, 516—517 (1963).
1513. *Lewis D. J., Maher B. A.*, Neural consolidation and electroconvulsive shock, Psychol. Rev., **72**, 225—239 (1966).

1514. *Lewis D. J., Miller R. R., Misanin J. R.*, Control of retrograd de amnesia, J. comp. physiol. Psychol., **66**, 48—52 (1968).
1515. *Lewis M. M.*, Language, Thought and Personality. Harrap, London, 1963.
1516. *Leyhausen P.*, Verhaltensstudien bei Katzen, Z. Tierpsychol., Beiheft, 2 (1956).
1517. *Leyhausen P.*, Über die Funktion der relativen Stimmungshierarchie, Z. Tierpsychol., **22**, 412—494 (1965).
1518. *Liesenfeld F. J.*, Untersuchungen am Netz und über den Erschütterungssinn von *Zygiella x-notata* (Cl.) (Araneidae), Z. vergl. Physiol., **38**, 563—592 (1956).
1519. *Lincoln D. W., Cross B. A.*, Effect of oestrogen on the responsiveness of neurones in the hypothalamus, septum and pre-optic area of rats with light-induced persistent oestrous, J. Endocrin., 37, 191—203 (1967).
1520. *Lind H.*, The activation of on instinct caused by a "transitional action", Behaviour, **14**, 123—135 (1959).
1521. *Lind H.*, Studies on the behaviour of the black-tailed godwit *(Limosa limosa* L.), Naturfredningsradets reservatudvalg nr 66, Copenhagen, 1961.
1522. *Lind H.*, Zur Analyse des sexuellen Verhaltens der Kolbenente, *Netta rufina* (Pallas), Z. Tierpsychol., **19**, 607—625 (1962).
1523. *Lindauer M.*, Communication among Social Bees, Harvard Univ. Press, 1961.
1524. *Lindauer M.*, Allgemeine Sinnesphysiologie: Orientierung im. Raum, Fortschr. der. Zool., **16**, 58—140 (1964).
1525. *Lindenlaub E.*, Ueber das Heimfindevermögen von Säugetieren: II. Versuche an Maüsen. Z. Tierpsychol., **12**, 452—458 (1965).
1526. *Lindenlaub E.*, Neue Befunde über die Anfangsorientierung von Maüsen, Z. Tierpsychol., **17**, 555—578 (1960).
1527. *Lindsley D. B.*, Physiological psychology, Ann. Rev. Psychol., **7**, 323—348 (1956).
1528. *Lindsley D. B.*, Attention, consciousness, sleep and wakefulness. In "Handbook of Physiology", Sec. 1, Vol. III, Ed. J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Amer. Physiol. Soc., Washington, 1960.
1529. *Lindsley D. B.*, The reticular activating system and perceptual integration. In Sheer (1961).
1530. *Lindzey G., Winston H. D., Manosevitz M.*, Early experience, genotype and temperament in *Mus musculus*, J. comp. physiol. Psychol., **56**, 622—629 (1963).
1531. *Linsenmair K. E.*, Konstruktion und Signalfunktion der Sandpyramide der Reiterkrabbe *Ocypode saratan* Forsk. (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae), Z. Tierpsychol., **24**, 403—456 (1967).
1532. *Lipsitt L. P.*, Learning in the human infant. In Stevenson et al. (1967).
1533. *Lipsitt L. P., Kaye H.*, Change in neonatal response to optimizing and non-optimizing sucking stimulation, Psychon. Sci., **2**, 221—222 (1965).
1534. *Lisk R. D.*, Diencephalic placement of estradiol and sexual receptivity in the female rat, Amer. J. Physiol., 203, 493—496 (1962).
1535. *Lisk R. D.*, Testosterone-sensitive centers in the hypothalamus of the rat, Acta Endocrin., **41**, 195—204 (1962).
1536. *Lisk R. D.*, Inhibitory centers in sexual behavior in the male rat, Science, **152**, 669—670 (1966).
1537. *Lisk R. D.*, Increased sexual behavior in the male rat following lesions in the mamillary region, J. exp. Zool., **161**, 129—136 (1966).
1538. *Lisk R. D.*, The hypothalamus and hormone sensing systems, Exc. Med. Int. Cong. Ser., 132, 925—957 (1966).
1539. *Lisk R. D.*, Hormonal implants in the central nervous system and behavioral receptivity in the female rat. In "Brain and Behaviour", III, Ed. R. A. Gorski and R. H. Whalen, Univ. Calif. Press, 1966.
1540. *Lisk R. D.*, Neural localization for androgen activation of copulatory behavior in the male rat, Endocrinology, **80**, 754—761 (1967).
1541. *Lisk R. D.*, Neural control of gonad size by hormone feedback in the desert iguana *Dipsosaurus d. dorsalis*, Gen. comp. Endocrin. 8, 258—266 (1967).

1542. *Lisk R. D.*, *Newlon M.*, Estradiol: evidence for its direct effect on hypothalamic neurons, Science, **139**, 223—224 (1963).
1543. *Lissavoy V. de*, Head banging in early childhood: a suggested cause, J. genet. Psychol., **102**, 109—114 (1963).
1544. *Lissmann H. W.*, Die Umwelt des Kampffisches *(Betta splendens* Regan), Z. vergl. Physiol., 18, 65—111 (1932).
1545. *Lissmann H. W.*, The neurological basis of the locomotory rhythm in the spinal dogfish *(Scyllium canicula*, *Acanthias vulgaris)*: I. Reflex behaviour, J. exp. Biol., **23**, 143—161 (1946).
1546. *Lissmann H. W.*, The neurological basis of the locomotory rhythm in the spinal dogfish *(Scyllium canicula*, *Acanthias vulgaris)*: II. The effect of deafferentation, J. exp. Biol., 23, 162—176 (1946).
1547. *Lissmann H. W.*, On the function and evolution of electric organs in fish, J. exp. Biol., **34**, 156—191 (1958).
1548. *Lissmann H. W.*, *Machin K. E.*, The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish, J. exp. Biol. **35**, 451—486 (1958).
1549. *Littlejohn M. J.*, *Michaud T. J.*, Mating call discrimination by females of Strecker's chorus frog *(Pseudacris streckeri)*, Texas J. Sci., **11**, 86—92 (1959).
1550. *Livingston R. B.*, Central control of receptors and sensory transmission systems. In "Handbook of Physiology", Sec. 1, Vol. 1, Ed. J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Amer. Physiol. Soc., Washington, 1959.
1551. *Livingston W. K.*, *Haugen F. P.*, *Brookhart J. M.*, Functional organization of the central nervous system, Neurology, 4, 485—496 (1954).
1552. *Lockard R. B.*, Self-regulated exposure to light by albino rats as a function of rearing luminance and test luminance, J. comp. physiol. Psychol., 56, 558—564 (1963).
1553. *Lockard R. B.*, Some effects of light upon the behavior of rodents, Psychol. Bull., 60, 509—529 (1963).
1554. *Lockard R. B.*, Several tests of stimulus-change and preference theory in relation to light-controlled behavior of rats, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 415—426 (1966).
1555. *Loewenstein W. R.*, Modulation of cutaneous mechanoreceptors by sympathetic stimulation, J. Physiol., **132**, 40—60 (1956).
1556. *Loher W.*, *Huber F.*, Nervous and endocrine control of sexual behaviour in a grasshopper *(Gomptocerus rufus* L., Acridinae), Symp. Soc. exp. Biol., **20**, 381—400 (1966).
1557. *Löhrl H.*, Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper *(Ficedula albicollis)*, J. Ornith., **100**, 132—140 (1959).
1558. *Loizos C.*, Play in mammals, Symp. Zool. Soc. Lond., 18, 1—10 (1966).
1559. *Loizos C.*, Play behaviour in higher primates: a review. In Morris (1967).
1560. *London I. D.*, Research on sensory interaction in the Soviet Union, Psych. Bull., **51**, 531—568 (1954).
1561. *Lorber S. H.*, *Komarov S. A.*, *Shay H.*, Effect of sham feeding on gastric motor activity of the dog, Amer. J. Physiol., **162**, 447—451 (1950).
1562. *Lorenz K.*, Der Kumpan in der Umwelt des Vogels, J. f. Ornith., **83**, 137—213, 289—413 (1935).
1563. *Lorenz K.*, Über die Bildung des Instinktbegriffes, Naturwiss., **25**, 289—300, 307—318, 324—331 (1937).
1564. *Lorenz K.*, Vergleichende Verhaltensforschung, Zoo. Anz. Suppl. Bd., **12**, 69—102 (1939).
1565. *Lorenz K.*, Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen, Suppl. J. Ornith., 89, 194—294 (1941).
1566. *Lorenz K.*, The comparative method in studying innate behaviour patterns, Sym. Soc. exp. Biol., **4**, 221—268 (1950).
1567. *Lorenz K.*, Über die Entstehung auslösender «Zeremonien», Vogelwarte, **16**, 9—13 (1951).

1568. *Lorenz K.*, Play and vacuum activity in animals. In "Symposium L'Instinct dans le comportement des animaux et de l'homme", 633—645, Masson, Paris, 1965.
1569. *Lorenz K.*, The evolution of behavior, Sci. Amer., **199**, 67—78 (1958).
1570. *Lorenz K.*, Prinzipien der vergleichenden Verhaltensforschung, Fortschr. Zool., **12**, 265—294 (1960).
1571. *Lorenz K.*, Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens, Z. Tierpsychol., 18, 139—187 (1961).
1572. *Lorenz K.*, Evolution and Modification of Behavior, Univ. of Chicago, 1965.
1573. *Lorenz K.*, On Aggression, Methuen, London, 1966.
1574. *Lorenz K.*, *Tinbergen N.*, Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans: I, Z. Tierpsychol., **2**, 1—29 (1939).
1575. *Lovejoy E.*, Analysis of the overlearning reversal effect, Psychol. Rev., **73**, 87—103 (1966).
1576. *Löwenstein O.*, *Sand A.*, The mechanism of the semicircular canal: a study of the responses of single fibre preparations to angular accelerations and to rotation at constant speed, Proc. Roy. Soc. B, **129**, 256—275 (1940).
1577. *Ludwig J.*, Beobachtungen über das Spiel bei Boxern, Z. Tierpsychol., **22**, 813—838 (1965).
1578. *Lukaszewska I.*, Some further failures to find the visual overlearningreversal effect in rats, J. comp. physiol. Psychol., **65**, 359—361 (1968).
1579. *McBride G.*, The «teat order» and communication in young pigs, Anim. Behav., **11**, 53—56 (1963).
1580. *McCall R. B.*, Stimulus change in light-contingent bar-pressing, J. comp. physiol. Psychol., 59, 258—262 (1965).
1581. *McCall R. B.*, Initial-consequent change surface in light-con tingent bar-pressing, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 35—42 (1966).
1582. *McCleary R. A.*, Taste and post-ingestion factors in specific-hunger behavior, J. comp. physiol. Psychol., **46**, 411—421 (1953).
1583. *McClelland D. C.*, *Atkinson J. W.*, The projective expression of needs: I, J. Psychol., **25**, 205—222 (1948).
1584. *MacCorquodale K.*, *Meehl P. E.*, *Edward C. Tolman*, In «Modern Learning Theory», Ed. Estes et al., Appleton-Century-Crofts, New York, 1954.
1585. *MacDonald G. E.*, Imprinting: drug produced isolation and the sensitive period, Nature, **217**, 1158—1159 (1968).
1586. *MacDonald G. E.*, *Solandt A.*, Imprinting: effects of drug induced immobilization, Psychon. Sci., **5**, 95—96 (1966).
1587. *MacDonnell M. F.*, *Flynn J. P.*, Attack elicited by stimulation of the thalamus of cats, Science, **144**, 1249—1250 (1964).
1588. *MacDonnell M. F.*, *Flynn J. P.*, Sensory control of hypothalamic attack, Anim. Behav., **14**, 399—405 (1966).
1589. *MacDonnell M. F.*, *Flynn J. P.*, Control of sensory fields by stimulation of hypothalamus, Science, **152**, 1406—1408 (1966).
1590. *MacDonnell M. F.*, *Flynn J. P.*, Attack elicited by stimulation of thalamus and adjacent structures of cats, Behaviour, **31**, 185—202 (1968).
1591. *McDougall W.*, An Outline of Psychology, Methuen, London, 1923.
1592. *McFarland D. J.*, The effect of hunger on thirst motivated behaviour in the Barbary dove, Anim. Behav., 13, 286—292 (1965).
1593. *McFarland D. J.*, Control theory applied to the control of drinking in the Barbary dove, Anim. Behav., **13**, 478—492 (1965).
1594. *McFarland D. J.*, Hunger, thirst and displacement pecking in the Barbary dove, Anim. Behav., **13**, 293—300 (1965).
1595. *McFarland D. J.*, The role of attention in the disinhibition of displacement activities, Q. J. exp. Psychol., **18**, 19—30 (1966).
1596. *McFarland D. J.*, *L'Angellier A. B.*, Disinhibition of drinking during satiation of feeding behaviour in the Barbary dove, Anim. Behav., **14**, 463—467 (1966).

1597. *McFarland J. H., Werner H., Wapner S.*, The effect of postural factors on the distribution of tactual sensitivity and the organization of tactual kinaesthetic space, J. exp. Psychol., 63, 148—154 (1962).
1598. *McGaugh J. L.*, Facilitation and impairment of memory storage processes. In «The Anatomy of Memory», Vol. I, Ed. D. P. Kimble, Science and Behavior Books, Palo Alto, 1965.
1599. *McGill T. E.*, Reduction in «head-mounts» in the sexual behavior of the mouse as a function of experience, Psych. Rep., 10, 284 (1962).
1600. *McGill T. E.*, Sexual behavior in three inbred strains of mice, Behaviour, 19, 341—350 (1962).
1601. *McGill T. E.*, Studies of the sexual behavior of male laboratory mice: effects of genotype, recovery of sex drive, and theory. In Beach (1965).
1602. *McGill T. E., Tucker G. R.*, Genotype and sex drive in intact and in castrated male mice, Science, 145, 514—515 (1964).
1603. *McGinty D., Epstein A. N., Teitelbaum P.*, The contribution of oropharyngeal sensations to hypothalamic hyperphagia, Anim. Behav., 13, 413—418 (1965).
1604. *Machin K. E.*, Feedback theory and its application to biological systems, Symp. Soc. exp. Biol., 18, 421—446 (1964).
1605. *MacKay D. M.*, In «Aspects of the Theory of Artificial Intelligence», Ed. C. A. Muses, Plenum Press, London, 1962.
1606. *McKay J.*, Some aspects of the physiology of the Tettigonid ear, Ph. D. thesis, Makerere, Univ. of E. Africa, 1968.
1607. *McKelvey R. K., Marx M. H.*, Effects of infantile food and water deprivation on adult hoarding in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 44, 423—430 (1951).
1608. *McKinney F.*, An analysis of the displays of the European eider *Somateria mollissima mollissima* (Linnaeus) and the Pacific eider *Somateria mollissima* v. *nigra* Bonaparte, Behaviour Suppl., 7, 1961.
1609. *McKinney F.*, The comfort movements of Anatidae, Behaviour, 25, 120—220 (1965).
1610. *Mackintosh J. H., Grant E. C.*, The effect of olfactory stimuli on the agonistic behaviour of laboratory mice, Z. Tierpsychol, 23, 584—587 (1966).
1611. *Mackintosh J., Sutherland N. S.*, Visual discrimination by the goldfish: the orientation of rectangles, Anim. Behav., 11, 135—141 (1963).
1612. *Mackintosh N. J.*, Extinction of a discrimination habit as a function of overtraining, J. comp. physiol. Psychol., 56, 842—847 (1963).
1613. *Mackintosh N. J.*, Overtraining and transfer within and between dimensions in the rat, Q. J. exp. Psychol., 16, 250—256 (1964).
1614. *Mackintosh N. J.*, Discrimination learning in the *Octopus*, Anim. Behav. Suppl. 1, 129—134 (1964).
1615. *Mackintosh N. J.*, Selective attention in animal discrimination learning, Psychol. Bull., 64, 124—150 (1965).
1616. *Mackintosh N. J.*, Overtraining, reversal and extinction in rats and chicks, J. comp. physiol. Psychol., 59, 31—36 (1965).
1617. *Mackintosh N. J.*, Overtraining, transfer to proprioceptive control and position reversal, Q. J. exp. Psychol., 17, 26—36 (1965).
1618. *Mackintosh N. J.*, Further analysis of the overtraining reversal effect, J. comp. physiol. Psychol., 67, Monograph 1—18 (1969).
1619. *Mackintosh N. J., Mackintosh J.*, Reversal learning in *Octopus vulgaris* Lamarck, with and without irrelevant cues, Q. J. exp. Psychol., 15, 236—242 (1963).
1620. *Mackintosh N. J., Mackintosh J.*, Performance of *Octopus* over a series of reversals of a simultaneous discrimination, Anim. Behav., 12, 321—324 (1964).
1621. *Mackintosh N. J., Mackintosh J., Safriel-Jorne O., Sutherland N. S.*, Overtraining, reversal and extinction in the goldfish, Anim. Behav., 14, 314—318 (1966).

1622. *Mackintosh N. J., Mackintosh J., Sutherland N. S.*, The relative importance of horizontal and vertical extents in shape discrimination by *Octopus*, Anim. Behav., **11**, 355—358 (1963).
1623. *Mackworth J. F.*, The visual image and the memory trace, Canad. J. Psychol., **16**, 55—59 (1962).
1624. *McMichael R. E.*, The effects of preweaning shock and gentling on later resistance to stress., J. comp. physiol. Psychol., **54**, 416—421 (1961).
1625. *McMichael R. E.*, Early-experience effects as a function of infant treatment and other experimental conditions, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 433—436 (1966).
1626. *McNiven M. A.*, «Social-releaser mechanisms» in birds—a controlled replication of Tinbergen's study, Psychol. Rec., **10**, 259—265 (1960).
1627. *MacPhail E. M.*, Positive and negative reinforcement from intracranial stimulation in pigeons, Nature, **213**, 947—948 (1967).
1628. *Magni F.*, Central and peripheral mechanisms in the modulation of flashing in the firefly *Luciola italica* L., Arch. ital. Biol., **105**, 339—360 (1967).
1629. *Magnus D.*, Zum Problem der überoptimalen Schlüsselreize. (Versuche am Kaisermantel *Argynnis paphia.)* Verh. Dtsch. zool. Ges. Tubingen, 1954 (Zool. Anz.) Suppl. **18**, 317—325 (1955).
1630. *Magnus D.*, Experimentelle Untersuchungen zur Bionomie und Ethologie des Kaisermantels *Argynnis paphia* L. (Lep. Nymph): I. Über optische Auslöser von Anfliegereaktionen und ihre Bedeutung für das Sichfinden der Geschlechter, Z. Tierpsychol., **15**, 397—426 (1958).
1631. *Maier N. R. F., Schneirla T. C.*, Principles of Animal Psychology, McGraw-Hill, New York, 1935.
1632. *Mainardi D.*, Some observations on the interaction between inverted sexual behaviour and social status in female mice, Atti della Societá Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, **104**, 238—242 (1965).
1633. *Mainardi D., Marsan M., Pasquali A.*, Causation of sexual preferences of the house mouse. Atti della Societá Italiana di Scienze Naturale e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, **104**, 325—338 (1965).
1634. *Majendie M.*, The para-visual detector, J. Inst. Navigation, 13, 4 (1960).
1635. *Maldonado H.*, The control of attack by octopus, Z. vergl. Physiol., **47**, 656 (1964).
1636. *Malmo R. B.*, Activation: a neurophysiological dimension, Psychol. Rev., 66, 367—386 (1959).
1637. *Malmo R. B., Shagass C., Davis J. F.*, Electromyographic studies of muscular tension in psychiatric patients under stress, J. clin. exp. Psychopath., **12**, 45—66 (1951).
1638. *Malott M. K.*, Stimulus control in stimulus deprived chickens, J. comp. physiol. Psychol., 66, 276—282 (1968).
1639. *Mandler J. M.*, Effect of early food deprivation on adult behavior in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 51, 513—517 (1958).
1640. *Manning A.*, The effect of honey-guides, Behaviour, **9**, 114—139 (1956).
1641. *Manning A.*, The sexual behavior of two sibling *Drosophila* species, Behaviour, **15**, 123—145 (1959).
1642. *Manning A.*, *Drosophila* and the evolution of behaviour. In «Viewpoints in Biology, 4», Ed. J. D. Carthy and C. L. Duddington, Butterworths, London, 1965.
1643. *Manning A.*, «Pre-imaginal conditioning» in *Drosophila*, Nature, **216**, 338—340 (1967).
1644. *Manning A.*, The control of female receptivity in female *Drosophila*, Anim. Behav., **15**, 239—250 (1967).
1645. *Manton S. M.*, Locomotory habits and the evolution of the larger arthropodan groups, Symp. soc. exp. Biol., **7**, 339—376 (1953).
1646. *Mark R. F., Campenhausen G. von, Lischinsky D. J.*, Nerve-muscle relations in the salamander: possible relation to nerve regeneration and muscle specificity, Exp. Neurol., **16**, 438—449 (1967).

1647. *Marler P.*, Studies of fighting in chaffinches: (2) The effect on dominance relations of disguising females as males, Brit. J. Anim. Behav., 3, 137—146 (1955).
1648. *Marler P.*, The voice of the chaffinch and its function as a language, Ibis, 98, 231—261 (1956).
1649. *Marler P.*, Behaviour of the chaffinch *(Fringilla coelebs)*, Behaviour Suppl., 5, 1—184 (1956).
1650. *Marler P.*, Studies of fighting in chaffinches: (3) Proximity as a cause of aggression, Brit. J. Anim. Behav., 4, 23—30 (1956).
1651. *Marler P.*, Studies of fighting in chaffinches: (4) Appetitive and consummatory behaviour, Brit. J. Anim., 5, 29—37 (1957).
1652. *Marler P.*, Specific distinctiveness in the communication signals of birds, Behaviour, 11, 13—39 (1957).
1653. *Marler P.*, Developments in the study of animal communication. In «Darwin's Biological Work», Ed. P. R. Bell, Cambridge Univ. Press, 1959.
1654. *Marler P.*, Bird songs and mate selection. In «Animal Sounds and Communication», Amer. Inst. Biol. Sci., 7, 348—367 (1960).
1655. *Marler P.*, The filtering of external stimuli during instinctive behaviour. In Thorpe and Zangwill (1961).
1656. *Marler P.*, Communication in monkeys and apes. In De Vore (1965).
1657. *Marler P.*, Comparative study of song development in sparrows, Proc. 14th Int. Ornith. Cong. Oxford, 231—244 (1967).
1658. *Marler P.*, *Hamilton W. J.*, Mechanisms of Animal Behavior, Wiley, New York, 1966.
1659. *Marler P.*, *Kreith M.*, *Tamura M.*, Song development in hand-raised Oregon juncos, Auk, 79, 12—30 (1962).
1660. *Marler P.*, *Tamura M.*, Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows, Science, 146, 1483—1486 (1964).
1661. *Marley E.*, *Morse W. H.*, Operant conditioning in the newly hatched chicken, J. exp. Anal. Behav., 9, 95—104 (1966).
1662. *Marrone R. L.*, Effects of food deprivation on the fighting response of *Betta splendens*, Psychol. Rep., 17, 632 (1965).
1663. *Marsh G.*, *Walz G.*, Selective attention in imprinting, Psychonomic Sci., 9, 373—374 (1967).
1664. *Marshall S. L. A.*, Men against Fire, Morrow, New York, 1947.
1665. *Marx M. H.*, Infantile depriration and adult behavior in the rat: retention of increased rate of eating, J. comp. physiol. Psychol., 45, 43—49 (1952).
1666. *Marx M. H.*, *Henderson R. L.*, *Roberts C. L.*, Positive reinforcement of the bar-pressing response by a light stimulus following dark operant pretests with no aftereffect, J. comp. physiol. Psychol., 48, 73—76 (1955).
1667. *Marx M. H.*, *Knarr F. A.*, Long-term development of reinforcing properties of a stimulus as a function of temporal relationship to food reinforcement, J. comp. physiol. Psychol., 56, 546—550 (1963).
1668. *Marzocco F. N.*, Doctoral dissertation, Iowa, cited by Brown (1961) (1951).
1669. *Mason W. A.*, Determinants of social behavior in young chimpanzees. In Schrier et al. (1965).
1670. *Mason W. A.*, The social behavior of monkeys and apes. In De Vore (1965).
1671. *Mason W. A.*, Motivational aspects of social responsiveness in young chimpanzees. In Stevenson et al. (1967).
1672. *Mason W. A.*, *Berkson G.*, Conditions influencing vocal responsiveness of infant chimpanzees, Science, 137, 127—128 (1962).
1673. *Mason W. A.*, *Harlow H. F.*, Formation of conditioned responses in infant monkeys, J. comp. physiol. Psychol., 51, 68—70 (1958).
1674. *Mason W. A.*, *Sponholz R. R.*, Behavior of rhesus monkeys raised in isolation, J. Psychiatric Res., 1, 299—306 (1963).
1675. *Mast S. O.*, Light and the Behavior of Organisms, Wiley, London, 1911.
1676. *Mast S. O.*, Behavior of fireflies, with special reference to the problem of orientation, J. anim. Behav., 2, 256—272 (1912).

1677. *Masters W. H., Johnson V. E.*, The sexual response cycles of the human male and female: comparative anatomy and physiology. In Beach (1965).
1678. *Matthews B. H. C.*, The response of a single end organ, J. Physiol., **71**, 64—110 (1931).
1679. *Matthews G. V. T.*, «Nonsense», orientation in Mallard *Anas platyrhynchos* and its relation to experiments on bird navigation, Ibis, **103a**, 211—230 (1961).
1680. *Matthews G. V. T.*, Bird Navigation, Cambridge Univ. Press, 1968.
1681. *Matthews P. B. C.*, Muscle spindles and their motor control, Physiol. Rev., **44**, 219—288 (1964).
1682. *Matthews W. A.*, Shape discrimination in tropical fish, Anim. Behav., **12**, 111—115 (1964).
1683. *Matthews W. A., Hemmings G.*, A theory concerning imprinting, Nature, **198**, 1183—1184 (1963).
1684. *Maturana H. R.*, Functional organization of the pigeon retina, In «Information Processing in the Nervous System», Ed. R. W. Gerard, Excerpta Medica Foundation, Amsterdam, 1964.
1685. *Maturana H. R., Frank S.*, Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon retina, Science, **142**, 977—979 (1963).
1686. *May J. G., Dorr D.*, Initiative pecking in chicks as a function of early social experience, Psychon. Sci., **11**, 175—176 (1968).
1687. *Maynard D. M.*, Activity in a crustacean ganglion: II. Pattern and interaction in burst formation, Biol. Bull., **109**, 420—436 (1955).
1688. *Mayr E.*, Systematics and the Origin of Species, Columbia Univ. Press, New York, 1942.
1689. *Mayr E.*, Animal Species and Evolution, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass, 1963.
1690. *Mayr E., Andrew R. J., Hinde R. A.*, Die systematische Stellung der Gattung Fringilla, J. f. Ornith., **97**, 258—273 (1956).
1691. *Meier G. W.*, Infantile handling and development in Siamese kittens, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 284—286 (1961).
1692. *Meier G. W.*, Other data on the effects of social isolation during rearing upon adult reproductive behaviour in the rhesus monkey *(Macaca mulatta)*, Anim. Behav., **13**, 228—231 (1965).
1693. *Meier G. W., McGee R. K.*, A re-evaluation of the effect of early perceptual experience on discrimination performance during adulthood, J. comp. physiol. Psychol., **52**, 390—395 (1959).
1694. *Mello N. K., Peterson N. J.*, Behavioral evidence for color discrimination in cat, J. Neurophysiol., **27**, 323—333 (1964).
1695. *Melton A. W.*, Implications of short-term memory for a general theory of memory, J. Verbal Learning and Verbal Behav., **2**, 1—21 (1963).
1696. *Melzack R.*, Irrational fears in the dog, Canad. J. Psychol., **6**, 141—147 (1952).
1697. *Melzack R.*, On the survival of mallard ducks after «habituation» to the hawk-shaped figure, Behaviour, **17**, 9—16 (1961).
1698. *Melzack R.*, Effects of early experience on behavior: experimental and conceptual considerations. In «Psychopathology of Perception», Grune and Stratton, New York, 1965.
1699. *Melzack R., Penick E., Beckett A.*, The problem of «innate fear» of the hawk shape: an experimental study with mallard ducks, J. comp. physiol. Psychol., **52**, 694—698 (1959).
1700. *Melzack R., Scott T. H.*, The effects of early experience on the response to pain, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 155—161 (1957).
1701. *Mendelson J.*, Role of hunger in T-maze learning for food by rats, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 341—349 (1966).
1702. *Meng M.*, Untersuchungen zum Farben- und Formensehen der Erdkröte *(Bufo bufo* L.), Zool. Beitr., **3**, 313—364 (1957).
1703. *Menzel E. W.*, The effects of cumulative experience on responses to novel objects in young isolation-reared chimpanzees, Behaviour, **21**, 1—12 (1963).

1704. *Menzel E. W.*, Responsiveness to object-movement in young chimpanzees, Behaviour, 24, 147—160 (1964).
1705. *Menzel E. W.*, Patterns of responsiveness in chimpanzees reared through infancy under conditions of environmental restriction, Psychol. Forsch., 27, 337—365 (1964).
1706. *Menzel E. W., Davenport R. K., Rogers C. M.*, The effects of environmental restriction upon the chimpanzee's responsiveness to objects, J. comp. physiol. Psychol., 56, 78—85 (1963).
1707. *Merton P. A.*, Human position sense and sense of effort, Symp. soc. exp. Biol., 18, 387—400 (1964).
1708. *Messenger J. B.*, The visual attack of the cuttlefish, *Sepia officinalis*, Anim. Behav., 16, 342—357 (1968).
1709. *Messmer E., Messmer I.*, Die Entwicklung der Lautäusserungen und einiger Verhältensweisen der Amsel (*Turdus merula merula* L.) unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufzucht in schalldichten Räumen, Z. Tierpsychol., 13, 341—441 (1956).
1710. *Meyer D. R.*, The stability of human gustatory sensitivity during changes in time of food deprivation, J. comp. physiol. Psychol., 45, 373—376 (1952).
1711. *Meyer M. E.*, Discriminative basis for astronavigation in birds, J. comp. physiol. Psychol., 58, 403—406 (1964).
1712. *Meyer M. E.*, The internal clock hypothesis for astronavigation in homing pigeons, Psychon. Sci., 5, 259—260 (1966).
1713. *Meyers B.*, Discrimination of visual movement in perceptually deprived cats, J. comp. physiol. Psychol., 57, 152—153 (1964).
1714. *Meyers B., McCleary R.*, Interocular transfer of a pattern discrimination in pattern deprived cats, J. comp. physiol. Psychol., 57, 16—21 (1964).
1715. *Meyers W. J.*, Critical period for the facilitation of exploratory behavior by infantile experience, J. comp. physiol. Psychol., 55, 1099—1101 (1962).
1716. *Michael C. R.*, Receptive fields of single optic nerve fibers in a mammal with an all-cone retina. II, J. Neurophysiology, 31, 257—267 (1968).
1717. *Michael R. P.*, An investigation of the sensitivity of circumscribed neurological areas to hormonal stimulation. In «Regional Neurochemistry», Ed. S. S. Katy and J. Elkes, 465—480, Pergamon Press, Oxford, 1961.
1718. *Michael R. P.*, Observations upon the sexual behaviour of the domestic cat (*Felis catus* L.) under laboratory conditions, Behaviour, 18, 1—21 (1961).
1719. *Michael R. P., Herbert J.*, Menstrual cycle influences grooming behavior and sexual activity in the rhesus monkey, Science, 140, 500—501 (1963).
1720. *Michael R. P., Keverne E. B.*, Pheromones in the communication of sexual status in primates, Nature, 218, 746—749 (1968).
1721. *Michael R. P., Saayman G. S.*, Sexual performance index of male rhesus monkeys, Nature, 214, 425 (1967).
1722. *Michael R. P., Saayman G. S.*, Differential effects on behaviour of the subcutaneous and intravaginal administration of oestrogen in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*), J. Endocrin., 41, 231—246 (1968).
1723. *Michael R. P., Saayman G. S., Zumpe D.*, The suppression of mounting behaviour and ejaculation in male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) by administration of progesterone to their female partners, J. Endocrin., 41, 421—431 (1968).
1724. *Michels K. M., Bevan W., Strasel H. C.*, Discrimination learning and interdimensional transfer under conditions of systematically controlled visual experience, J. comp. physiol. Psychol., 51, 778—781 (1958).
1725. *Michels K. M., Pittman G. G., Hitchcock L., Brown D. R.*, Visual discrimination: tree squirrels and quantified stimulus dimensions, Percept. Mot. Skills, 15, 443—450 (1962).
1726. *Michelson A.*, Pitch discrimination in the locust ear: observations on single sense cells, J. insect Physiol., 12, 1119—1131 (1966).
1727. *Michelson A.*, Frequency discrimination in the locust ear by means of four groups of receptor cells, Nature, 220, 585—586 (1968).

1728. *Michener M. C.*, *Walcott C.*, Homing of single pigeons — analysis of tracks, J. exp. Biol., 47, 99—131 (1967).
1729. *Middlebush C. W.*, *Mountjoy P. T.*, *Riley V.*, Unconditioned aggression in the Japanese quail *Coturnix coturnix japonica*, Psychon. Sci., 11, 113—114 (1968).
1730. *Miles R. C.*, *Meyer D. R.*, Learning sets in marmosets, J. comp. physiol. Psychol., 49, 219—222 (1956).
1731. *Mill P. J.*, *Hughes G. M.*, The nervous control of ventilation in dragonfly larvae, J. exp. Biol., 44, 297—316 (1966).
1732. *Millenson J. R.*, Acquired counting behaviour in mice maintained under two reinforced procedures, Anim. Behav., 10, 171—173 (1962).
1733. *Miller A. J.*, Variations in retrograde amnesia with parameters of electroconvulsive shock and time of testing, J. comp. physiol. Psychol., 66, 40—47 (1968).
1734. *Miller G. A.*, Kenneth Craik lecture delivered in Cambridge, 1964.
1735. *Miller G. A.*, *Galanter E.*, *Pribram K. H.*, Plans and the Structure of Behavior. Holt, Rinehart and Winston, New York, 1960.
1736. *Miller J. D.*, *Murray F. S.*, Guinea pig's immobility response to sound, J. comp. physiol. Psychol., 61, 227—233 (1966).
1737. *Miller N. E.*, Experimental studies of conflict. In «Personality and Behavior Disorders», Ed. J. McV. Hunt, Ronald Press, New York, 1944.
1738. *Miller N. E.*, Theory and experiment relating psychoanalytic displacement to stimulus-response generalization, J. abnorm. soc. Psychol., 43, 155—178 (1948).
1739. *Miller N. E.*, Studies of fear as an acquirable drive: I. Fear as motivation and fear-reduction as reinforcement in the learning of new responses, J. exp. Psychol., 38, 89—101 (1948).
1740. *Miller N. E.*, Effects of drugs on motivation: the value of using a variety of measures, Ann. N. Y. Acad. Sci., 65, 318—333 (1956).
1741. *Miller N. E.*, Experiments on motivation, Science, 126, 1271—1278 (1957.)
1742. *Miller N. E.*, Liberalization of basic S-R concepts. In Koch (1959).
1743. *Miller N. E.*, Motivational effects of brain stimulation and drugs, Fed. Proc., 19, 846—854 (1960).
1744. *Miller N. E.*, Learning and performance motivated by direct stirmulatio of the brain. In Sheer (1961).
1745. *Miller N. E.*, Implications for theories of reinforcement. In Sheer (1961).
1746. *Miller N. E.*, Integration of neurophysiological and behavioural esearch, Ann. N. Y. Acad. Sci., 92, 830—839 (1961).
1747. *Miller N. E.*, Psychosomatic effects of specific types of training. In «Experimental Approaches to the Study of Emotional Behaviour», Ed. E. Tobach, Ann. N. Y. Acad. Sci. (1969).
1748. *Miller N. E.*, *Carmona A.*, Modification of a visceral response, salivation in thirsty dogs, by instrumental training with water reward, J. comp. physiol. Psychol., 63, 1—6 (1967).
1749. *Miller N. E.*, *DiCara L.*, Instrumental learning of heart rate changes in curarized rats, J. comp. physiol. Psychol., 63, 12—19 (1967).
1750. *Miller N. E.*, *Dollard J.*, Social Learning and Imitation, Yale Univ. Press, New Haven, 1941.
1751. *Miller N. E.*, *Kessen M. L.*, Reward effects of food via stomach fistula compared with those of food via mouth, J. comp. physiol. Psychol., 45, 555—564 (1952).
1752. *Miller N. E.*, *Sampliner R. I.*, *Woodrow P.*, Thirst-reducing effects of water by stomach fistula vs. water by mouth measured by both a consummatory and an instrumental response, J. comp. physiol. Psychol., 50, 1—5 (1957).
1753. *Miller N. E.*, *Stevenson S. S.*, Agitated behavior of rats during experimental extinction and a curve of spontaneous recovery, J. comp. Psychol., 21, 205—231 (1936),
1754. *Miller P. L.*, Respiration in the desert locust, J. exp. Biol., 37, 224—278 (1960).

1755. *Miller P. L.*, The central nervous control of respiratory movements, Proc. XIIth Int. Cong. Entomol. Lond., 1964, 198 (1964).
1756. *Mittelstaedt H.*, Telotaxis und Optomotorik von *Eristalis* bei Augeninversion, Naturwiss., 36, 90—91 (1949).
1757. *Mittelstaedt H.*, The analysis of behavior in terms of control systems, 5th Cong. on Group Processes, Macy Foundation, New York, 1960.
1758. *Mittelstaedt H.*, Die Regelungstheorie als methodisches Werkzeug der Verhaltensanalyse, Naturwiss., 48, 246—254 (1961).
1759. *Mittelstaedt H.*, Control systems of orientation in insects, Ann. Rev. Entomol., **7**, 177—198 (1962).
1760. *Mittelstaedt H.*, Bikomponenten-Theorie der Orientierung, Ergeb. Biol., **26**, 253 (1963).
1761. *Mittelstaedt H.*, Basic control patterns of orientational homeostasis, Symp. soc. exp. Biol., **18**, 365—386 (1964).
1762. *Moll R. P.*, Drive and maturation effects in the development of consummatory behavior, Psychol. Rep., **15**, 295—302 (1964).
1763. *Moltz H.*, Imprinting: empirical basis and theoretical significance, Psychol. Bull., **57**, 291—314 (1960).
1764. *Moltz H.*, Imprinting: an epigenetic approach, Psychol. Rev., **70**, 123—138 (1963).
1765. *Moltz H.*, Contemporary instinct theory and the fixed action pattern, Psychol. Rev., **72**, 27—47 (1965).
1766. *Moltz H.*, *Geller D.*, *Levin R.*, Maternal behavior in the totally mammectomized rat, J. comp. physiol. Psychol., **64**, 225—229 (1967).
1767. *Moltz H.*, *Stettner L. J.*, The influence of patterned-light deprivation on the critical period for imprinting, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 279—283 (1961).
1768. *Moltz H.*, *Stettner L. J.*, Interocular mediation of the following response after patterned-light deprivation, J. comp. physiol. Psychol., 55, 626—632 (1962).
1769. *Monteith L. G.*, Apparent continual changes in the host preferences of *Drino bohemica* Mesn (Diptera: Tachinidae), and their relation to the concept of host-conditioning, Anim. Behav., **10**, 292—299 (1962).
1770. *Montgomery A. V.*, *Holmes J. H.*, Gastric inhibition of the drinking response, Amer. J. Physiol., **182**, 227—231 (1955).
1771. *Montgomery K. C.*, A test of two explanations of spontaneous alternation, J. comp. physiol. Psychol., 45, 287—293 (1952).
1772. *Montgomery K. C.*, The role of the exploratory drive in learning, J. comp. physiol. Psychol., 47, 60—64 (1954).
1773. *Montgomery K. C.*, The relation between fear induced by novel stimulation and exploratory behavior, J. comp. physiol. Psychol., 48, 254—260 (1955).
1774. *Montgomery K. C.*, *Monkman J. A.*, The relation between fear and exploratory behaviour, J. comp. physiol. Psychol., 48, 132—136 (1955).
1775. *Montgomery K. C.*, *Segall M.*, Discrimination learning based upon the exploratory drive, J. comp. physiol. Psychol., 48, 225—228 (1955).
1776. *Mook D. G.*, Oral and postingestional determinants of the intake of various solutions in rats with esophageal fistulas, J. comp. physiol. Psychol., **56**, 645—659 (1963).
1777. *Mook D. G.*, *Blass E. M.*, Quinine-aversion thresholds and «finickiness» in hyperphagic rats, J. comp. physiol. Psychol., **65**, 202—207 (1968).
1778. *Mook J. H.*, *Mook L. J.*, *Heikens H. S.*, Further evidence for the role of «searching images» in the hunting behaviour of titmice, Arch. Néerl. Zool., **13**, 448—465 (1960).
1779. *Moore N. W.*, On the so-called «territories» of dragonflies (Odonata-Anisoptera), Behaviour, **4**, 85—100 (1952).
1780. *Moray N.*, *Jordan A.*, Vision in chicks with distorted visual fields, Psychon. Sci., **9**, 303 (1967).
1781. *Morgan C. T.*, Physiological Psychology, McGraw-Hill, New York, 1943.
1782. *Morgan C. T.*, Physiological theory of drive. In Koch (1959).

1783. *Morgan C. T.*, *Morgan J. D.*, Studies in hunger: I and II, J. genet. Psychol., 56, 137—147; 57, 153—163 (1940).
1784. *Morgane P. J.*, Medial forebrain bundle and «feeding centers» of the hypothalamus, J. comp. Neurol., 117, 1—26 (1961).
1785. *Morris D.*, The reproductive behaviour of the zebra finch *(Poephila guttata)*, with special reference to pseudofemale behaviour and displacement activities, Behaviour, 6, 271—322 (1954).
1786. *Morris D.*, The reproductive behaviour of the river bullhead *(Cottus gobi L.)* with special reference to the fanning activity, Behaviour, 7, 1—32 (1954).
1787. *Morris D.*, The causation of pseudofemale and pseudomale behaviour: a further comment, Behaviour, 8, 46—56 (1955).
1788. *Morris D.*, The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals, Behaviour, 9, 75—113 (1956).
1789. *Morris D.*, «Typical intensity» and its relation to the problem of ritualisation, Behaviour, 11, 1—12 (1957).
1790. *Morris D.*, The reproductive behaviour of the bronze mannikin *(Lonchura cucullata)*, Behaviour, 11, 156—201 (1957).
1791. *Morris D.*, The reproductive behaviour of the Ten-spined Stickleback *(Pugosteus pungitius* L.), Behaviour Suppl. 61, 1—154 (1958).
1792. *Morris D.*, The function and causation of courtship ceremonies, In «L'instinct dans le Comportement des Animaux et de L'homme», Fondation Singer Polignac, Paris, 1958.
1793. *Morris D.*, The comparative ethology of grassfinches (Erythrurae) and Mannikins (Amadinae), Proc. Zool. Soc. Lond., 131, 389—439 (1958).
1794. *Morris D.* (Ed.), Primate Ethology, Weidenfeld and Nicolson, London, 1967.
1795. *Morrison B. J.*, *Hill W. F.*, Socially facilitated reduction of the fear response in rats raised in groups or in isolation, J. comp. physiol. Psychol., 63, 71—76 (1967).
1796. *Morrison S. D.*, *Mayer J.*, Adipsia and aphagia in rats after lateral subthalamic lesions, Amer. J. Physiol., 191, 248—254 (1957).
1797. *Morrison S. D.*, *Mayer J.*, Effect of sham operations in the hypothalamus on food and water intake of the rat, Amer. J. Physiol., 191, 255—258 (1957).
1798. *Morse W. H.*, Intermittent reinforcement, In Honig (1966).
1799. *Moruzzi G.*, *Magoun H. W.*, Brain-stem reticular formation and activation of the EEG, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1, 455—473 (1949).
1800. *Mote F. A.*, *Finger F. W.*, Exploratory drive and secondary reinforcement in the acquisition and extinction of a simple running response, J. exp. Psychol., 31, 57—68 (1942).
1801. *Mott F. W.*, *Sherrington C. S.*, Experiments upon the influence of sensory nerves upon movement and nutrition of the limbs. Preliminary communication, Proc. Roy. Soc., 57, 481—488 (1895).
1802. *Mountcastle V. B.*, Modality and topographic properties of single neurons in the cat's somatic sensory cortex, J. Neurophysiol., 20, 408—434 (1957).
1803. *Mowrer O. H.*, «Maturation» v. «Learning» in the development of vestibular and optokinetic nystagmus, J. genet. Psychol., 48, 383—404 (1936).
1804. *Mowrer O. H.*, A stimulus-response analysis of anxiety and its role as a reinforcing agent, Psychol. Rev., 46, 553—565 (1939).
1805. *Moyer K. E.*, Startle response: habituation over trials and days, and sex and strain differences, J. comp. physiol. Psychol., 56, 863—865 (1963).
1806. *Moyer K. E.*, *Bunnell B. N.*, Effect of stomach distention caused by water on food and water consumption in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 55, 652—655 (1962).
1807. *Moynihan M.*, Some aspects of reproductive behavior in the black-headed gull *(Larus ridibundus ridibundus* L.) and related species, Behaviour Suppl., 4, 1—201 (1955).
1808. *Moynihan M.*, Notes on the behavior of some North American gulls: I. Aerial hostile behavior, Behaviour, 10, 126—178 (1956).
1809. *Moynihan M.*, Notes on the behavior of some North American gulls: II. Non-aerial hostile behavior of adults, Behaviour, 12, 95—182 (1958).

1810. *Moynihan M.*, Notes on the behavior of some North American gulls: III. Pairing behavior, Behaviour, **13**, 112—130 (1958).
1811. *Moynihan M.*, Notes on the behavior of some North American gulls: IV. The ontogeny of hostile behavior and display patterns, Behaviour, **14**, 214—239 (1959).
1812. *Moynihan M.*, Hostile and sexual behavior patterns of South American and Pacific Laridae, Behaviour Suppl., 8, 1—365 (1962).
1813. *Moynihan M.*, *Hall M. F.*, Hostile, sexual and other social behaviour patterns of the spice finch *(Lonchura punctulata)* in captivity, Behaviour, **7**, 33—76 (1954).
1814. *Mrosovsky N.*, The performance of dormice and other hibernators on tests of hunger motivation, Anim. Behav., **12**, 454—469 (1964).
1815. *Mueller H. C.*, Homing and distance orientation in bats, Z. Tierpsychol., **23**, 403—421 (1965).
1816. *Muenzinger K. F.*, *Brown W. O.*, *Crow W. J.*, *Powlowski R. F.*, Motivation in learning: XI. An analysis of electric shock for correct responses into its avoidance and accelerating components, J. exp. Psychol., **43**, 115—119 (1952).
1817. *Müller A.*, Über Lichtreaktionen von Landasseln, Z. vergl. Physiol., **3**, 113—144 (1925).
1818. *Müller D.*, Quantitative Luftfeind-Attrapenversuche bei Auer- und Birkhühnern, Z. Naturf., **16**, 551—553 (1961).
1819. *Mulligan J. A.*, Singing behavior and its development in the song sparrow, *Melospiza melodia*, Univ. Calif. Publ. Zool., 81, 1—76 (1966).
1820. *Munn N. L.*, Handbook of Psychological Research on the Rat, Houghton Mifflin, New York, 1950.
1821. *Murphey R. K.*, *Phillips R. E.*, Central patterning of a vocalization in fowl, Nature, **216**, 1125—1126 (1967).
1822. *Myer J. S.*, Stimulus control of mouse-killing rats, J. comp. physiol. Psychol., 58, 112—117 (1964).
1823. *Myer J. S.*, *Baenninger R.*, Some effects of punishment and stress on mouse killing by rats, J. comp. physiol. Psychol., 62, 292—297 (1966).
1824. *Myer J. S.*, *White R. T.*, Aggressive motivation in the rat, Anim. Behav., **13**, 430—433 (1965).
1825. *Myers R. D.*, Modification of drinking patterns by chronic intracranial chemical infusion, Ist Int. Symp. on Thirst, Florida State Univ., 533—549, Pergamon Press, Oxford, 1964.
1826. *Myers R. D.*, Release of chemical factors from the diencephalic region of the unanaesthetized monkey during changes in body temperature, Proc. Physiol. Soc., 188, 50—51 (1966).
1827. *Myers R. D.*, *Sharpe L. G.*, Chemical activation of ingestive and other hypothalamic mechanisms, Physiol. Behav., 3 (1968).
1828. *Myers R. D.*, *Yaksh T. L.*, Feeding and temperature responses in the unrestrained rat after injections of cholinergic and aminergic substances into the cerebral ventricles, Physiol. Behav. (1969).
1829. *Myers S. A.*, *Horel J. A.*, *Pennypacker H. S.*, Operant control of vocal behavior in the monkey *Cebus albifrons*, Psychon. Sci., 3, 389—390 (1965).
1830. *Myrberg A. A.*, An analysis of the preferential care of eggs and young by adult Cichlid fishes, Z. Tierpsychol., **21**, 53—98 (1964).
1831. *Myrberg A. A.*, Parental recognition of young in Cichlid fishes, Anim. Behav., **14**, 565—571 (1966).
1832. *Myrberg A.*, *Kramer E.*, *Heinecke P.*, Sound production by Cichlid fishes, Science, 149, 555—558 (1965).
1833. *Nachman M.*, Hypothalamic hyperphagia, finickiness, and taste preferences in rats, Proc. 75th Ann. Conv. Amer. Psychol. Assoc., 127—128 (1967).
1834. *Nachman M.*, *Pfaffmann C.*, Gustatory nerve discharge in normal and sodium-deficient rats, J. comp. physiol. Psychol., **56**, 1007—1011 (1963).
1835. *Nachman M.*, *Valentino D. A.*, Roles of taste and postingestional factors in the satiation of sodium appetite in rats, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 280—283 (1966).

1836. *Nachtigall W., Wilson D. M.*, Neuro-muscular control of Dipteran flight, J. exp. Biol., **47**, 77—97 (1967).
1837. *Nadler R. D.*, Masculinization of female rats by intracranial implantation of androgen in infancy, J. comp. physiol. Psychol., 66, 157—167 (1968).
1838. *Nakayama T., Hammel H. T., Hardy J. D., Eisenman J. S.*, Thermal stimulation of electrical activity of single units of the preoptic region, Amer. J. Physiol., **204**, 1122—1126 (1963).
1839. *Naquet R., Regis H., Fischer-Williams M., Fernandez-Guardiola A.*, Variations in the responses evoked by light along the specific pathways, Brain, 83, 52—56 (1960).
1840. *Nauta W. J. H.*, Hypothalamic regulation of sleep in rats: an experimental study, J. Neurophysiol., 9, 285—316 (1946).
1841. *Neil E. H.*, An analysis of color changes and social behavior of *Tilapia mossambica*, Univ. Calif. Publ. Zool., 75, 1—58 (1964).
1842. *Nelson J. B.*, Colonial and cliff nesting in the gannet, Ardea, **55**, 60—90 (1967).
1843. *Nelson J. E.*, Vocal communication in Australian flying foxes (Pteropodidae: Megachiroptera), Z. Tierpsychol., **21**, 857—870 (1964).
1844. *Nelson K.*, The temporal patterning of courtship behaviour in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae), Behaviour, **24**, 90—146 (1964).
1845. *Nelson K.*, Behavior and morphology in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae), Univ. Calif. Publ. Zool., **75**, 59—152 (1964).
1846. *Nelson K.*, The evolution of a pattern of sound production associated with courtship in the characid fish *Glandulocauda inequalis*, Evolution, **18**, 526—540 (1965).
1847. *Neumann G. H.*, Die visuelle Lernfähigkeit primitiver Säugetiere, Z. Tierpsychol., **18**, 71—83 (1961).
1848. *Newell T. G.*, Effects of maternal deprivation on later behavior in two inbred strains of mice, Psychon. Sci., **9**, 119—120 (1967).
1849. *Newton I.*, The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches, Ibis, **109**, 33—98 (1967).
1850. *Nice M. M.*, Studies in the life-history of the song sparrow: II, Trans. Linn. Soc. N. Y., **6**, 1—328 (1943).
1851. *Nicolai J.*, Zur Biologie und Ethologie des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.), Z. Tierpsychol., **13**, 93—132 (1956).
1852. *Nicolai J.*, Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem, Z. Tierpsychol., **21**, 129—204 (1964).
1853. *Nissen H. W.*, A study of exploratory behaviour in the white rat by means of the obstruction method, J. genet. Psychol., **37**, 361—376 (1930).
1854. *Nissen H. W.*, Cited in Young (1961) (1954).
1855. *Nissen H. W.*, Individuality in the behaviour of chimpanzees, Amer. Anthropologist, 58, 407—413 (1956).
1856. *Nissen H. W., Chow K. L., Semmes J.*, Effects of restricted opportunity for tactual, kinesthetic and manipulative experience on the bebavior of a chimpanzee, Amer. J. Psychol., 64, 485—507 (1951).
1857. *Noble G. K.*, Courtship and sexual selection of the flicker *(Colaptes auratus luteus)*, Auk, 53, 269—282 (1936).
1858. *Noble G. K., Curtis B.*, Sexual selection in fishes, Anat. Rec., **64**, 84—85 (1935—1936).
1859. *Noble G. K., Curtis B.*, The social behavior of the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **76**, 1—46 (1939).
1860. *Noble G. K., Vogt W.*, An experimental study of sex recognition in birds, Auk, **52**, 278—286 (1935).
1861. *Noble G. K., Zitrin A.*, Induction of mating behaviour in male and female chicks following injections of sex hormones, Endocrinology, **30**, 327—334 (1942).
1862. *Noirot E.*, Changes in responsiveness to young in the adult mouse: I. The problematical effect of hormones, Amin. Behav., **12**, 52—58 (1964).

1863. *Noirot E.*, Changes in responsiveness to young in the adult mouse: II. The effect of external stimuli, J. comp. physiol. Psychol., **57**, 97—99 (1964).
1864. *Noirot E.*, Changes in responsiveness to young in the adult mouse: IV. The effect of an initial contact with a strong stimulus, Anim. Behav., **12**, 442—445 (1964).
1865. *Noirot E.*, Changes in responsiveness to young in the adult mouse: III. The effect of immediately preceding performances, Behaviour, **24**, 318—325 (1965).
1866. *Noirot E.*, *Richards M.*, Maternal behaviour in virgin female golden hamsters: changes consequent upon initial contact with pups, Anim. Behav., **14**, 7—10 (1966).
1867. *Nottebohm F.*, The role of sensory feedback in the development of avian vocalizations, Proc. 14th Int. Ornith. Cong. Oxford, 265—280, Blackwell, Oxford, 1967.
1868. *Novin D.*, *Hutchins C.*, *Mundy P.*, Effects of intravenous injections of water on the consummatory behavior of rats, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 473—474 (1966).
1869. *Nyman A. J.*, Problem solving in rats as a function of experience at different ages, J. genet. Psychol., **110**, 31—39 (1967).
1870. *Oberholzer R. J. H.*, *Tofani W. O.*, The neural control of respiration. In «Handbook of Physiology», Ed. J. Field, Sec. I, Vol. 2, 1111—1129, Amer. Physiol. Soc. Washington, 1960.
1871. *Oehlert B.*, Kampf und Paarbildung einiger Cichliden, Z. Tierpsychol., **15**, 141—174 (1958).
1872. *O'Kelly L.*, The effect of preloads of water and sodium chloride on voluntary water intake of thirsty rats, J. comp. physiol. Psychol, **47**, 7—13 (1954).
1873. *O'Kelly L. I.*, *Hatton G. I.*, *Tucker L.*, *Westall D' A.*, Water regulation in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 59, 159—165 (1965).
1874. *Oldfield R. C.*, *Zangwill O. L.*, Head's concept of the schema and its application in contemporary British psychology: I and II, Brit. J. Psychol., **32**, 267—286; **33**, 58—64 (1942).
1875. *Olds J.*, Selective effects of drives and drugs on "reward" systems of the brain. In "Neurological Basis of Behaviour", Eds. G. E. W. Wolstenholme and C. M. O'Connor, Churchill, London, 1958.
1876. *Olds J.*, Differential effects of drives and drugs on self stimulation at different brain sites. In Sheer (1961).
1877. *Olds J.*, Hypothalamic substrates of reward, Physiol. Rev., **42**, 554—604 (1962).
1878. *Olds J.*, *Milner P.*, Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain, J. comp. physiol. Psychol., **47**, 419—427 (1954).
1879. *Olds J.*, *Peretz B.*, A motivational analysis of the reticular activating system, Electroenceph. and clinical Neurophysiol., **12**, 445—454 (1960).
1880. *Oppenheim R. W.*, Light responsivity in chick and duck embryos just prior to hatching, Anim. Behav., 16, 276—280 (1968).
1881. *Orr D. W.*, *Windle W. F.*, The development of behavior in chick embryos: the appearance of somatic movements, J. comp. Neurol, **60**, 271—285 (1934).
1882. *Osgood C. E.*, Method and Theory in Experimental Psychology, Oxford Univ. Press., New York, 1953.
1883. *Otter C. J.*, *Starre H.* van der, Responses of tarsal hairs of the bluebottle, Calliphora erythocephala Meig., to sugar and water, J. insect Physiol., **13**, 1177—1188 (1967).
1884. *Ottinger D. R.*, *Simmons J. E.*, Behavior of human neonates and prenatal maternal anxiety, Psychol. Rep. **14**, 391—394 (1964).
1885. *Overall J. E.*, Note on the scientific status of factors, Psychol. Bull., **61**, 270—276 (1964).
1886. *Padilla S. G.*, Further studies on the delayed pecking of chicks, J. comp. Psychol., 20, 413—443 (1935).

1887. *Paillard J.*, The patterning of skilled movements. In "Handbook of Physiology", Sec. 1, Vol. III, Eds. J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Amer. Physiol. Soc., Washington, 1960.
1888. *Palen G. F.*, Focusing cues in the visual cliff behavior of day-old chicks, J. comp. physiol. Psychol., 59, 452—454 (1965).
1889. *Palka Y. S., Ramirez V. D., Sawyer C. H.*, Distribution and biological effects of tritiated estradiol implanted in the hypothalamo-hypophysal region of female rats, Endocrinology, **78**, 487—499 (1966).
1890. *Palka Y. S., Sawyer C. H.*, The effects of hypothalamic implants of ovarian steroids on oestrous behaviour in rabbits, J. Physiol., **185**, 251—269 (1966).
1891. *Palka Y. S., Sawyer C. H.*, Induction of oestrous behavior in rabbits by hypothalamic implants of testosterone, Amer. J. Physiol., **211**, 225—228 (1966).
1892. *Pantin C. F. A.*, Learning, world-models and pre-adaptation, Anim. Behav. Suppl., **1**, 1—8 (1964).
1893. *Paolino R. M., Quartermain D., Miller N. E.*, Different temporal gradients of retrograde amnesia produced by carbon dioxide anaesthesia and electroconvulsive shock, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 270—274 (1966).
1894. *Pardi L.*, Innate components in the solar orientation of littoral amphipods, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., **25**, 395—401 (1960).
1895. *Paré W. P.*, Relationship of various behaviors in the openfield test of emotionality, Psychol. Rep., **14**, 19—22 (1964).
1896. *Parks E. R.*, The orientation reaction as a mediator of sensory preconditioning, Psychon. Sci., **11**, 11—12 (1968).
1897. *Parriss J. R.*, Retention of shape discrimination after regeneration of the optic nerves in the toad, Q. J. exp. Psychol., **15**, 22—26 (1963).
1898. *Parriss J. R., Young J. Z.*, The limits of transfer of a learned discrimination to figures of larger and smaller sizes, Z. vergl. Physiol., 45, 618—635 (1962).
1899. *Pastore N.*, Form perception and size constancy in the duckling, J. Psychol., 45, 259—261 (1958).
1900. *Pastore N.*, Perceptual functioning in the duckling, J. genet. Psychol., **95**, 157—169 (1959).
1901. *Pastore N.*, Perceptual functioning in the duckling, J. Psychol., **54**, 293—298 (1962).
1902. *Patlak C. S.*, A mathematical contribution to the study of orientation of organisms, Bull. Math. Biophys., **15**, 431—476 (1953).
1903. *Patterson I. J.*, Timing and spacing of broods in the blackheaded gull, *Larus ridibundus*, Ibis., **107**, 433—459 (1965).
1904. *Павлов И. П.*, Selected Works, Central Books, London, 1955.
1905. *Payne R. S., Roeder K. D., Wallman J.*, Directional sensitivity of the ears of noctuid moths, J. insect. Physiol., **44**, 17—31 (1966).
1906. *Peirce J. T., Nuttall R. L.*, Duration of sexual contacts in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 585—587 (1961).
1907. *Peirce J. T., Nuttall R. L.*, Self-paced sexual behavior in the female rat, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 310—313 (1961).
1908. *Pelkwijk J. J. ter, Tinbergen N.*, Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L., Z. Tierpsychol., **1**, 193—200 (1937).
1909. *Penney R. L., Emlen J. T.*, Further experiments on distance navigation in the Adelie penguin *Pygoscelis adeliae*, Ibis, 109, 99—109 (1967).
1910. *Pennycuick C. J.*, The physical basis of astro-navigation in birds; theoretical considerations, J. exp. Biol., 37, 573—593 (1960).
1911. *Pepelko W. E., Clegg M. T.*, Studies of mating behaviour and some factors influencing the sexual response in the male sheep *Ovis aries*, Anim. Behav., **13**, 249—258 (1965).
1912. *Perdeck A. C.*, Vogeltrekstation (Texel), Jaarsverslag, 1956, 66—74 (1956).
1913. *Perdeck A. C.*, The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* Thunb. and *C. biguttulus L.)*, Behaviour, **12**, 1—75 (1958).

1914. *Perdeck A. C.*, Does navigation without visual clues exist in Rodins? Ardea, **51**, 91—104 (1963).
1915. *Peters J. J.*, *Isaacson R. L.*, Acquisition of active and passive responses in two breeds of chickens, J. comp. physiol. Psychol., **56**, 793—796 (1963).
1916. *Peters J. J.*, *Vonderahe A. R.*, *Powers T. H.*, Electrical studies of functional development of the eye and optic lobes in the chick embryo, J. exp. Zool., **139**, 459—468 (1958).
1917. *Peters J. J.*, *Vonderahe A.*, *Schmid D.*, Onset of cerebral electrical activity associated with behavioral sleep and attention in the developing chick, J. exp. Zool., **160**, 255—262 (1965).
1918. *Peters R. S.*, The Concept of Motivation, Routledge and Kegan-Paul, London, 1958.
1919. *Petersen B.*, *Lundgren L.*, *Wilson L.*, The development of flight capacity in a butterfly, Behaviour, **10**, 324—339 (1956—1957).
1920. *Peterson N.*, Control of behaviour by presentation of an imprinted stimulus, Science, **132**, 1395—1396 (1960).
1921. *Peterson N.*, Effect of monochromatic rearing on the control of responding by wavelength, Science, **136**, 774—775 (1962).
1922. *Pfaffmann C.*, Taste stimulation and preference behavior. In "Olfaction and Taste", Ed. Y. Zotterman, Vol. I, 257—273, Macmillan, New York, 1963.
1923. *Pfaffmann C.*, Taste, its sensory and motivating properties, Amer. Scientist, **52**, 187—206 (1964).
1924. *Pfaffmann C.*, *Bare J. K.*, Gustatory nerve discharges in normal and adrenalectomized rats, J. comp. physiol. Psychol., **43**, 320—324 (1950).
1925. *Pfeiffer W.*, Über die Schreckreaktion bei Fischen und die Herkunft des Schreckstoffes, Z. vergl. Physiol., **43**, 578—614 (1960).
1926. *Phillips C. G.*, Changing concepts of the precentral motor area. In "Brain and Conscious Experience", Ed. J. C. Eccles, Springer-Verlag, New York, 1964.
1927. *Phillips R. E.*, *Siegel P. B.*, Development of fear in chicks of two closely related genetic lines, Anim. Behav., **14**, 84—88 (1966).
1928. *Phoenix C. H.*, Hypothalamic regulation of sexual behaviour in male guinea pigs, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 72—77 (1961).
1929. *Piaget J.*, The Origins of Intelligence in Children, Int. Univ. Press, New York, 1952.
1930. *Piaget J.*, The Child's Construction of Reality, Routledge and Kegan-Paul, London, 1955.
1931. *Pierrel R.*, *Sherman J. G.*, Barnabus, the rat with college training, The Brown Alumni Monthly, Brown University, 1963.
1932. *Pittendrigh C. S.*, Circadian rhythms and the circadian organization of living systems, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., **25**, 159—184 (1960).
1933. *Pitz G. F.*, *Ross R. B.*, Imprinting as a function of arousal, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 602—604 (1961).
1934. *Platt J. J.*, *Sutker L. W.*, *James W. T.*, Social facilitation of eating behavior in young opossums: II. The effects of isolation, Psychon. Sci., **10**, 267—268 (1968).
1935. *Plotnik R. J.*, *Tallarico R. B.*, Object-quality learning-set formation in the young chicken, Psychon. Sci., **5**, 195—196 (1966).
1936. *Pollack L. J.*, *Davis L.*, Studies in decerebration: VI. The effect of deafferentation upon decerebrate rigidity, Amer. J. Physiol., **98**, 47—49 (1931).
1937. *Pomeroy D. E.*, Birds with abnormal bills, Brit. Birds, **55**, 49—72 (1962).
1938. *Poole T. B.*, Aggressive play in polecats, Symp. zool. Soc. Lond., **18**, 23—44 (1966).
1939. *Poole T. B.*, Aspects of aggressive behaviour in polecats, Z. Tierpsychol., **24**, 351—369 (1967).
1940. *Portmann A.*, Sensory organs: skin, taste and olfaction. In "Biology and Comparative Physiology of Bird", Ed. A. J. Marshall, Academic Press, New York, 1961.

1941. *Poschel B. P. H.*, Comparison of reinforcing effects yielded by lateral versus medial hypothalamic stimulation, J. comp. physiol. Psychol., **61**, 346—352 (1966).
1942. *Postman L.*, Association theory and perceptual learning, Psychol. Rev., **62**, 438—446 (1955).
1943. *Poulsen H.*, On the song of the linnet *(Carduelis cannabina)*, Dansk orn. Foren, Tidsskr., 48, 32—37 (1954).
1944. *Poulsen H.*, Song learning in the domestic canary, Z. Tierpsychol., 16, 173—178 (1959).
1945. *Poulton E. C.*, Perceptual anticipation in tracking with two-pointer and one-pointer displays, Brit. J. Psychol., **43**, 222—229 (1952).
1946. *Poulton E. C.*, Listening to overlapping calls, J. exp. Psychol., **52**, 334—339 (1956).
1947. *Precht H.*, *Freytag G.*, Über Ermüdung und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae), Zugleich ein Beitrag zum Triebproblem, Behaviour, **13**, 143—211 (1958).
1948. *Prechtl H. F. R.*, Angeborene Bewegungsweisen junger Katzen, Experientia, **8**, 220 (1952).
1949. *Prechtl H. F. R.*, Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen: I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel, Behaviour, **5**, 32—50 (1953).
1950. *Prechtl H. F. R.*, The directed head turning response and allied movements of the human baby, Behaviour, **13**, 212—242 (1958).
1951. *Prechtl H. F. R.*, Problems of behavioural studies in the newborn infant. In Lehrman et al. (1965).
1952. *Premack D.*, Toward empirical behavior laws: I. Positive reinforcement, Psychol. Rev., 66, 219—233 (1959).
1953. *Premack D.*, *Collier G.*, *Roberts C. L.*, Frequency of light contingent bar pressing as a function of the amount of deprivation for light, Amer. Psychol., 12, 411 (1957).
1954. *Prescott R. G. W.*, Brain-stem stimulation and reinforcement in the albino rat, Ph. D. thesis, Cambridge (1964).
1955. *Prescott R. G. W.*, Estrous cycle in the rat: effects on self-stimulation behavior, Science, **152**, 796—797 (1966).
1956. *Prescott R. G. W.*, Diurnal activity cycles and intracranial self-stimulation in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **64**, 346—349 (1967).
1957. *Pribram K. H.*, Neocortical function in behaviour. In Harlow and Woolsey (1958).
1958. *Pribram K. H.*, Limbic system. In Sheer (1961).
1959. *Pribram K. H.*, Reinforcement revisited: a structural view. Nebraska symposium on motivation, 1963.
1960. *Pringle J. W. S.*, On the parallel between learning and evolution, Behaviour, **3**, 174—215 (1951).
1961. *Pringle J. W. S.*, Locomotion: flight. In "The Physiology of Insects", Ed. M. Rockstein, Vol. II, Academic Press, New York, 1965.
1962. *Pritchard R. M.*, *Heron W.*, *Hebb D. O.*, Visual perception approached by the method of stabilized images, Canad. J. Psychol., **14**, 67—77 (1960).
1963. *Pritchatt D.*, Avoidance of electric shock by the cockroach *Periplaneta americana*, Anim. Behav., **16**, 178—185 (1968).
1964. *Pumphrey R. J.*, Hearing in insects, Biol. Rev., **15**, 107—132 (1940).
1965. *Pumphrey R. J.*, The sense organs of birds, Ibis, 90, 171—199 (1948).
1966. *Quartermain D.*, *Miller N. E.*, Sensory feedback in time-response of drinking elicited by carbachol in preoptic area of rat, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 350—353 (1966).
1967. *Quine D. A.*, *Cullen J. M.*, The pecking response of young Arctic terns *(Sterna macrura)* and the adaptiveness of the releasing mechanism, Ibis, 106, 145—173 (1964).
1968. *Rabb G. B.*, *Rabb M. S.*, On the behavior and breeding biology of the African pipid frog *Hymenochirus boettgeri*, Z. Tierpsychol., **20**, 215—241 (1963).

1969. *Räber H.*, Analyse des Balzverhaltens eines domestizierten Truthahns *(Meleagris)*, Behaviour, 1, 237—266 (1948).
1970. *Rajalakshmi R., Jeeves M. A.*, The relative difficulty of reversal learning (reversal index) as a basis of behavioural comparisons, Anim. Behav., 13, 203—211 (1965).
1971. *Ralls K.*, Auditory sensitivity in mice: *Peromyscus* and *Mus musculus*, Anim. Behav; 15, 123—128 (1967).
1972. *Ranson S. W., Fisher C., Ingram W. R.*, Hypothalamic regulation of temperature in the monkey, Arch. neurol. Psychiat., 38, 445—466 (1937).
1973. *Rasmussen E. W.*, Wildness in rats, Acta Psychol., 4, 295—304 (1939).
1974. *Ratner S. C.*, Comparisons between behaviour development of normal and isolated domestic fowl, Anim. Behav., 13, 497—503 (1965).
1975. *Ratner S. C., Gawronski J. J., Rice F. E.*, The variable of concurrent action in the language of children: effects of delayed speech feedback, Psychol. Rec., 14, 47—56 (1964).
1976. *Ratner S. C., Thompson R. W*, Immobility reactions (fear) of domestic fowl as a function of age and prior experience, Anim. Behav., 8, 186—191 (1960).
1977. *Razran G. H. S.*, Conditioned responses in animals other than dogs, Psychol. Bull., 30, 261—324 (1933).
1978. *Razran G. H. S.*, Conditioned responses: an experimental study and a theoretical analysis, Arch. Psychol., N. Y., 191 (1935).
1979. *Razran G.*, The observable unconscious and the inferable conscious in current Soviet psychophysiology: interoceptive conditioning, semantic conditioning and the orienting reflex, Psychol. Rev., 68, 81—147 (1961).
1980. *Reading A. J.*, Effect of maternal environment on the behavior of inbred mice, J. comp. pbysiol. Psychol., 62, 437—440 (1966).
1981. *Reese E. S.*, Submissive posture as an adaptation to aggressive behaviour in hermit crabs, Z. Tierpsychol., 19, 645—651 (1962).
1982. *Reese E. S.*, The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs, Behaviour, 21, 78—126 (1963).
1983. *Reichardt W.*, Autocorrelation: a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. In Rosenblith (1961).
1984. *Reid L. S., Finger F. W.*, The rat's adjustment to 23-hour food-deprivation cycles, J. comp. physiol. Psychol., 48, 110—113 (1955).
1985. *Renner K. E.*, Temporal integration: modification of the incentive value of a food reward by early experience with deprivation, J. exp. Psychol., 75, 400—407 (1967).
1986. *Renner M.*, Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene, Z. vergl. Physiol., 40, 85—118 (1957).
1987. *Rensch B.*, Malversuche mit Affen, Z. Tierpsychol., 18, 347—364 (1961).
1988. *Rensch B., Dücker G.*, Die Spiele von Mungo und Ichneumon, Behaviour, 14, 185—213 (1959).
1989. *Rescorla R. A., Solomon R. L.*, Two-process learning theory, Psychol. Rev., 74, 151—182 (1967).
1990. *Ressler R. H.*, Genotype-correlated parental influences in two strains of mice, J. comp. physiol. Psychol., 56, 882—886 (1963).
1991. *Ressler R. H.*, Inherited environmental influences on the operant behavior of mice, J. comp. physiol. Psychol., 61, 264—267 (1966).
1992. *Reyniers J. A.*, Germfree life, Lancet, 933—934 (1953).
1993. *Reynolds G. S.*, Attention in the pigeon, J. exp. Anal. Behav., 4, 203—208 (1961).
1994. *Reynolds G. S.*, Contrast, generalisation and the process of discrimination, J. exp. Anal. Behav., 4, 289—294 (1961).
1995. *Reynolds G. S., Catania A. C., Skinner B. F.*, Conditioned and unconditioned aggression in pigeons, J. exp. Anal. Behav., 1, 73—75 (1963).
1996. *Reynolds R. W.*, The relationship between stimulation voltage and rate of hypothalamic self-stimulation in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 51, 193—198 (1958).

1997. *Rheingold H. L., Hess E. H.*, The chick's "preference" for some visual properties of water, J. comp. physiol. Psychol., 50, 417—421 (1957).
1998. *Riccio D. G., Hamilton D. M., Triechler F. R.*, Effects of age and ingestive experience on air-drinking behavior in the rat, Psychon. Sci., 7, 295—296 (1967).
1999. *Richards M. P. M.*, Maternal behaviour in the golden hamster: responsiveness to young in virgin, pregnant, and lactating females, Anim. Behav., 14, 310—313 (1966).
2000. *Richards M. P. M.*, Activity measured by running wheels and observation during the oestrous cycle, pregnancy and pseudopregnancy in the golden hamster, Anim. Behav., 14, 450—458 (1966).
2001. *Richter C. P.*, Animal behavior and internal drives, Quart. Rev. Biol., 2, 307—343 (1927).
2002. *Richter C. P.*, Hypophyseal control of behavior, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., 5, 258—268 (1937).
2003. *Richter C. P., Hawkes C. D.*, Increased spontaneous activity and food intake produced in rats by removal of the frontal poles of the brain, J. Neurol. Psychiatr., 2, 231—242 (1939).
2004. *Riesen A. H.*, Plasticity of behavior: psychological aspects. In Harlow and Woolsey (1958).
2005. *Riesen A. H.*, Studying perceptual development using the technique of sensory deprivation, J. nerv. ment. Dis., 132, 21—25 (1961).
2006. *Riesen A. H.*, Sensory deprivation. In "Progress in Physiological Psychology", Ed. E. Stellar and J. M. Sprague, 1, 117—147, Academic Press, New York, 1966.
2007. *Riesen A. H., Aarons L.*, Visual movement and intensity discrimination in cats after early deprivation of pattern vision, J. comp. physiol. Psychol., 52, 142—149 (1959).
2008. *Riesen A. H., Mellinger J. C.*, Interocular transfer of habits in cats after alternating monocular visual experience, J. comp. physiol. Psychol., 49, 516—520 (1956).
2009. *Riess B. F.*, The isolation of factors of learning and native behavior in field and laboratory studies, Ann. N. Y. Acad. Sci., 51, 1093—1102 (1950).
2010. *Rigby W. K.*, Approach and avoidance gradients and conflict behavior in a predominantly temporal situation, J. comp. physiol. Psychol., 47, 83—89 (1954).
2011. *Riggs L. A., Schick A. M. L.*, Accuracy of retinal image stabilization achieved with a plane mirror on a tightly fitting contact lens, Vision Research, 8, 159—169 (1968).
2012. *Riggs L. A., Tulunay S. U.*, Visual effects of varying the extent of compensation for eye movements, J. Opt. Soc. Amer., 9, 741—745 (1959).
2013. *Rilling S., Mittelstaedt H., Roeder K. D.*, Prey recognition in the praying mantis, Behaviour, 14, 164—184 (1959).
2014. *Riss W., Valenstein E. S., Sinks J., Young W. C.*, Development of sexual behavior in male guinea pigs from genetically different stocks under controlled conditions of androgen treatment and caging, Endocrinology, 57, 139—146 (1955).
2015. *Ritchie B. F.*, Studies in spatial learning: VI. Place orientation and direction orientation, J. exp. Psychol., 38, 659—669 (1948).
2016. *Roberts B. L.*, Spontaneous rhythms in the motoneurons of spinal dogfish *(Scyliorhinus canicula)*, J. Marine Biol. Ass., 49, 33—49, 1969.
2017. *Roberts C. L., Marx M. H., Collier G.*, Light onset and light offset as reinforcers for the albino rat, J. comp. physiol. Psychol., 51, 575—579 (1958).
2018. *Roberts M. B. V.*, The giant fibre reflex of the earthworm, *Lumbricus terrestris* L: II. Fatigue, J. exp. Biol., 39, 229—237 (1962).
2019. *Roberts M. B. V.*, Facilitation in the rapid response of the earthworm, *Lumbricus terrestris* L., J. exp. Biol., 45, 141—150 (1966).
2020. *Roberts S. K. de E.*, Photoreception and entrainment of cockroach activity rhythms, Science, 148, 958—959 (1965).

2021. *Roberts S. K. de F.*, Circadian activity rhythms in cockroaches: III, J. cell. Physiol., 67, 473—486 (1966).
2022. *Roberts W. W.*, Both rewarding and punishing effects from stimulation of posterior hypothalamus of cat with same electrode at same intensity, J. comp. physiol. Psychol., 51, 400—407 (1958).
2023. *Roberts W. W.*, *Carey R. J.*, Rewarding effect of performance of gnawing aroused by hypothalamic stimulation in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 59, 317—324 (1965).
2024. *Roberts W. W.*, *Kiess H. O.*, Motivational properties of hypotbalamic aggression in cats, J. comp. physiol. Psychol., 58, 187—193 (1964).
2025. *Roberts W. W.*, *Steinberg M. L.*, *Means L. W.*, Hypothalamic mechanisms for sexual, aggressive, and other motivational behaviors in the opossum, *Didelphis virginiana*, J. comp. physiol. Psychol., 64, 1—15 (1967).
2026. *Robinson J. S.*, The reinforcing effects of response-contingent light increment and decrement in hooded rats, J. comp. physiol. Psychol., 54, 470—473 (1961).
2027. *Rodgers W. L.*, *Epstein A. N.*, *Teitelbaum P.*, Lateral hypothalamic aphagia: motor failure or motivational difecit? Amer. J. Physiol., 208, 334—342 (1965).
2028. *Rodgers W. L.*, *Melzack R.*, *Segal J. R.*, "Tail flip response" in goldfish, J. comp. physiol. Psychol., 56, 917—923 (1963).
2029. *Rodieck R. W.*, Receptive fields in the cat retina: a new type. Science, 157, 90—92 (1967).
2030. *Rodieck R. W.*, *Stone J.*, Response of cat retinal ganglion cells to moving visual patterns, J. Neurophysiol., 28, 819—832 (1965).
2031. *Roeder K. D.*, The behaviour of free-flying moths in the presence of artificial ultrasonic pulses, Anim. Behav., 10, 300—304 (1962).
2032. *Roeder K. D.*, Neural mechanisms of animal behavior, Am. Zoologist, 2, 105—115 (1962).
2033. *Roeder K. D.*, Aspects of noctuid tympanic nerve response having significance in the avoidance of bats, J. insect Physiol., 10, 529—546 (1964).
2034. *Roeder K. D.*, Auditory system of noctuid moths, Science, 154, 1515—1521 (1966).
2035. *Roeder K. D.*, Interneurons of the thoracic nerve cord activated by tympanic nerve fibres in noctuid moths, J. insect Physiol., 12, 1227—1244 (1966).
2036. *Roeder K. D.*, Nerve cells and insect behavior, Harvard Univ. Press, 1967.
2037. *Roeder K. D.*, *Tozian L.*, *Weiant E. A.*, Endogenous nerve activity and behaviour in the mantis and cockroach, J. insect Physiol., 4, 45—62 (1960).
2038. *Ropartz P.*, The relation between olfactory stimulation and aggressive behaviour in mice, Anim. Behav., 16, 97—100 (1968).
2039. *Rosen J.*, *Hart F. M.*, Effects of early social isolation upon adult timidity and dominance in *Peromyscus*, Psychol. Rep., 13, 47—50 (1963).
2040. *Rosenblatt J. S.*, Hoarding or Hauling? M. Sc. thesis, New York., Univ. Library, 1950.
2041. *Rosenblatt J. S.*, Effects of experience on sexual behavior in male cats. In Beach (1965).
2042. *Rosenblatt J. S.*, The basis of synchrony in the behavioral interaction between the mother and her offspring in the laboratory rat, In «Determinants of Infant Behaviour», 3, Ed. B. Foss, Methuen, London, 1965.
2043. *Rosenblatt J. S.*, Nonhormonal basis of maternal behavior in the rat, Science, 156, 1512—1513 (1967).
2044. *Rosenblatt J. S.*, *Aronson L. R.*, The influence of experience on the behavioural effects of androgen in prepuberally castrated male cats, Anim. Behav., 6, 171—182 (1958).
2045. *Rosenblatt J. S.*, *Aronson L. R.*, The decline of sexual behavior in male cats after castration with special reference to the role of prior sexual experience, Behaviour, 12, 285—338 (1958).
2046. *Rosenblatt J. S.*, *Lehrman D. S.*, Maternal behavior of the laboratory rat. In «Maternal Behavior in Mammals», Ed. Rheingold, Wiley, New York, 1963.

2047. *Rosenblatt J. S., Turkewitz G., Schneirla T. C.*, Early socialization in the domestic cat. In «Determinants of Infant Behaviour», 2, Ed. B. Foss, Methuen, London, 1961.
2048. *Rosenblith W. A. (Ed.)*, Sensory Communication, Wiley, New York, 1961.
2049. *Rosenblueth A., Wiener N., Bigelow J.*, Behavior, purpose and teleology, Philosophy of Science, 10, 18—24 (1943).
2050. *Rosenblum L. A.*, The development of social behavior in the rhesus monkey, Ph. D. thesis, Univ. of Wisconsin, 1961.
2051. *Rosenblum L. A., Cross H. A.*, Performance of neonatal monkeys in the visual-cliff situation, Amer. J. Psychol., 76, 318—320 (1963).
2052. *Rosenzweig M. R., Krech D., Bennett E. L., Diamond M. C.*, Effects of environmental complexity and training on brain chemistry and anatomy: a replication and extension, J. comp. physiol. Psychol., 55, 429—437 (1962).
2053. *Rosenzweig M. R., Leiman A. L.*, Brain functions, Ann. Rev. Psychol., 19, 55—98 (1968).
2054. *Ross S.*, Sucking behavior in neonate dogs, J. abn. soc. Psychol., 46, 142—149 (1950).
2055. *Ross S., Goldstein* I., *Kappel S.*, Perceptual factors in eating behavior in chicks, J. comp. physiol. Psychol., 55, 240—241 (1962).
2056. *Roth L. L.. Rosenblatt J. S.*, Mammary glands of pregnant rats: development stimulated by licking, Science, 151, 1403—1404 (1966).
2057. *Roth L. M., Barth R. H.*, The sense organs employed by cockroaches in mating behaviour, Behaviour, 28, 58—94 (1967).
2058. *Rowell C. H. F.*, Displacement grooming in the chaffinch, Anim. Behav., 9, 38—63 (1961).
2059. *Rowell C. H. F.*, A method for chronically implanting stimulating electrodes in the brain of locusts, and some results of stimulation, J. exp. Biol., 40, 271—284 (1963).
2060. *Rowell C. H. F.*, Comments on a recent discussion of some ethological terms, Anim. Behav., 12, 535—537 (1964).
2061. *Rowell C. H. F.*, The control of reflex responsiveness and the integration of behavior. In «Physiology of the Insect Central Nervous System», Ed. J. E. Treherne and J. W. L. Beament, 157—164, Academic Press, New York, 1965.
2062. *Rowell C. H. F.*, Activity of interneurones in the arm of *Octopus* in response to tactile stimulation, J. exp. Biol., 44, 589—605 (1966).
2063. *Rowell C. H. F.*, Experiments on aggregations of *Phymateus purpurascens* (Orthoptera, Acrididae, Pyrgomorphinae), J. Zool. Lond., 152, 179—193 (1967).
2064. *Rowell C. H. F., Horn G.*, Dishabituation and arousal in the response of single nerve cells in an insect brain, J. exp. Biol., 49, 171—183 (1968).
2065. *Rowell T. E.*, Maternal behaviour in non-maternal golden hamsters *(Mesocricetus auratus)*, Anim. Behav., 9, 11—15 (1961).
2066. *Rowell T. E.*, Agonistic noises of the rhesus monkey *(Macaca mulatta)*, Symp. Zool. Soc. Lond., 8, 91—96 (1962).
2067. *Rowell T. E.*, Behaviour and female reproductive cycles of rhesus macaques, J. Reprod. Fertil., 6, 193—203 (1963).
2068. *Rowell T. E.*, Hierarchy in the organization of a captive baboon group, Anim. Behav., 14, 430—443 (1966).
2069. *Rowell T. E., Hinde R. A.*, Vocal communication by the rhesus monkey *(Macaca mulatta)*, Proc. Zool. Soc. Lond., 138, 279—294 (1962).
2070. *Rowell T. E., Hinde R. A.*, Spencer-Booth Y., «Aunt»-infant interaction in captive rhesus monkeys, Anim. Behav., 12, 219—226 (1964).
2071. *Rowland V.*, Differential electroencephalographic response to conditioned auditory stimuli in arousal from sleep, EEG Clin. Neurophysiol., 9, 585—594 (1957).
2072. *Rubin H. B., Azrin N. H.*, Temporal patterns of sexual behavior in rabbits as determined by an automatic recording technique, J. exp. Anal. Behav., 10, 219—231 (1967).

2073. *Ruch T. C.*, Motor systems. In «Handbook of Experimental Psychology», Ed. S. S. Stevens, Wiley, New York, 1951.
2074. *Rudel R. G.*, *Teuber H. L.*, Discrimination of direction of line in children, J. comp. physiol. Psychol., 56, 892—898 (1963).
2075. *Rudolph R. L.*, *Honig W. K.*, *Gerry J. E.*, Effects of monochromatic rearing on the acquisition of stimulus control, J. comp. physiol. Psychol., **67**, 50—57 (1969).
2076. *Ruiter L. de*, Some experiments on the camouflage of stick caterpillars, Behaviour, **4**, 222—232 (1952).
2077. *Ruiter L. de*, Counterschading in caterpillars, Arch. néerl. Zool., **11**, 285—341 (1956).
2078. *Ruiter L. de*, The physiology of vertebrate feeding behaviour, Z. Tierpsychol., **20**, 498—516 (1963).
2079. *Ruiter L. de*, Critic's comments. In «The Chemical Senses and Nutrition», Ed. M. R. Kare and O. Maller, Johns Hopkins, Baltimore, 1967.
2080. *Ruiter L. de*, Feeding behaviour of vertebrates in the natural environment. In «Handbook of Physiology», Ed. C. F. Code, 97—116, Amer. Physiol. Soc., 1967.
2081. *Ruiter L. de*, *Beukema J. J.*, Foraging and feeding behaviour in the three-spined stickleback, Anim. Behav., **11**, 605 (1963).
2082. *Ruiter L. de*, *Wiepkema P. R.*, *Reddingius J.*, Ethological and neurological aspects of the regulation of food intake, Ann. N. Y. Acad. Sci., 1968.
2083. *Rüppell G.*, Vorläufige Beiträge zur Kenntnis des Drohverhaltens beim Rotschenkel *Tringa totanus totanus* Linné, Z. Tierpsychol., **19**, 465—471 (1962).
2084. *Russek M.*, Participation of hepatic glucoreceptors in the control of intake of food, Nature, **197**, 79—80 (1963).
2085. *Russell E. M.*, Changes in the behaviour of *Lebistes reticulatus* upon a repeated shadow stimulus, Anim. Behav., **15**, 574—585 (1967).
2086. *Russell E. M.*, The effect of experience of surroundings on the response of *Lebistes reticulatus* to a strange object, Anim. Behav., 15, 586—594 (1967).
2087. *Russell E. S.*, Perceptual and sensory signs in instinctive behaviour, Proc. Linn. Soc. Lond., **154**, 195—216 (1943).
2088. *Russell E. S.*, The Directiveness of Organic Activities, Cambridge Univ. Press, London, 1945.
2089. *Russell W. M. S.*, Experimental studies of the reproductive behaviour of *Xenopus laevis*: I. The control mechanisms for clasping and unclasping, and the specificity of hormone action, Behaviour, **7**, 113—188 (1954).
2090. *Sachs B. D.*, Sexual behavior of male rats after one to nine days without food, J. comp. physiol. Psychol., **60**, 144—146 (1965).
2091. *Sackett G. P.*, A neural mechanism underlying unlearned, critical period and developmental aspects of visually controlled behavior, Psychol. Rec., **70**, 40—50 (1963).
2092. *Sackett G. P.*, Effects of sensory deprivation level, visual complexity, and age upon light contingent responses during rearing, Anim. Behav., **13**, 393—399 (1965).
2093. *Sackett G. P.*, Development of preference for differentially complex patterns by infant monkeys, Psychon. Sci., **6**, 441—442 (1966).
2094. *Sackett G. P.*, Response to stimulus novelty and complexity as a function of rats' early rearing experiences, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 369—375 (1967).
2095. *Salt G.*, The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts, Proc. Roy. Soc. Lond. B., **122**, 57—75 (1937).
2096. *Salzen E. A.*, Imprinting and fear, Symp. Zool. Soc. Lond., **8**, 199—217 (1962).
2097. *Salzen E. A.*, The interaction of experience, stimulus characteristics and exogenous androgen in the behaviour of domestic chicks, Behaviour, **26**, 286—322 (1966).
2098. *Sand A.*, The mechanism of the lateral sense organs of fishes, Proc. Roy. Soc. B, **123**, 472—495 (1937).
2099. *Sargent T. D.*, The role of experience in the nest-building of the zebra finch, Auk, 82, 48—61 (1965).

2100. *Sargent T. D., Keiper R. R.*, Stereotypies in cagen canaries, Anim. Behav., 15, 62—66 (1967).
2101. *Satinoff E., Stanley W. C.*, Effect of stomach loading on sucking behaviour in neonatal puppies, J. comp. physiol. Psychol., 56, 66—68 (1963).
2102. *Sauer F.*, Die Entwicklung der Lautäusserungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken *(Sylvia c. communis Latham)* im Vergleich mit später isolierten und mit wildlebenden Artgenossen, Z. Tierpsychol., 11, 10—93 (1954).
2103. *Sauer F.*, Über Variationen der Artgesänge bei Grasmücken, J. f. Ornith., 96, 129—146 (1955).
2104. *Sauer F.*, Die Sternenorientierung nächtlich ziehender Grasmücken *(Sylvia atricapilla, bovin und curruca)*, Z. Tierpsychol, 14, 29—70 (1957).
2105. *Saunders F. J.*, Effects of sex steroids and related compounds on pregnancy and on development of the young, Physiol. Rev., 48, 601—643 (1968).
2106. *Saxena A.*, Lernkapazität, Gedächtnis und Transpositionsvermögen bei Forellen, Zool Jahrb., 69, 63—94 (1960).
2107. *Schaefer H. H., Hess E. H.*, Color preferences in imprinting objects, Z. Tierpsychol., 16, 161—172 (1959).
2108. *Schaefer T.*, Early «experience» and its effects on later behavioral processes in rats: II. A critical factor in the early handling phenomenon, Trans. N. Y. Acad. Sci., 25, 871—889 (1963).
2109. *Schaller G. B., Emlen J. T.*, The development of visual discrimination patterns in the crouching reactions of nestling grackles, Auk, 78, 125—137 (1961).
2110. *Schaller G. B., Emlen J. T.*, The ontogeny of avoidance behaviour in some precocial birds, Anim. Behav., 10, 370—381 (1962).
2111. *Schein M. W.*, On the irreversibility of imprinting, Z. Tierpsychol., 20, 462—467 (1963).
2112. *Schein M. W., Hale E. B.*, The effect of early social experience on male sexual behaviour of androgen injected turkeys, Anim. Behav., 7, 189—200 (1959).
2113. *Schein M. W., Hale E. B.*, Stimuli eliciting sexual behavior. In Beach (1965).
2114. *Schenkel R.*, Play, exploration and territoriality in the wild lion, Symp. Zool. Soc. Lond., 18, 11—22 (1966).
2115. *Schiff W.*, Perception of impending collision, Psychol. Monogr., 79, No. 64 (1965).
2116. *Schiffman H. R.*, Physical support with and without optical support: reaction to apparent depth by chicks and rats, Science, 159, 892—894 (1968).
2117. *Schiffman H. R., Walk R. D.*, Behavior on the visual cliff of monocular as compared to binocular chicks, J. comp. physiol. Psychol., 56, 1064—1068 (1963).
2118. *Schiller P. H.*, Manipulative patterns in the chimpanzee. In «Instinctive Behavior», Ed. P. H. Schiller, Methuen, London, 1957.
2119. *Schjelderup-Ebbe T.*, Beiträge zur Sozialpsychologie des Hauschuhns, Z. Psychol., 88, 225—252 (1922).
2120. *Schleidt M.*, Untersuchungen über die Auslösung des Kollerns beim Truthahn *(Meleagris gallopavo)*, Z. Tierpsychol., 11, 417—435 (1954).
2121. *Schleidt W. M.*, Reaktionen von Truthühnern auf fliegende Raubvögel und Versuche sur Analyse ihrer AAM's, Z. Tierpsychol., 18, 534—560 (1961).
2122. *Schleidt W.*, Die historische Entwicklung der Begriffe «Angeborenes auslösendes Schema» und «Angeborener Auslösemechanismus» in der Ethologie, Z. Tierpsychol., 19, 697—722 (1962).
2123. *Schleidt W. M.*, Über die Spontaneität von Erbkoordinationen, Z. Tierpsychol., 21, 235—256 (1964).
2124. *Schleidt W. M., Schleidt M., Magg M.*, Störung der Mutter-Kind-Beziehung bei Truthuhern durch Gehörverlust, Behaviour, 16, 254—260 (1960).
2125. *Schlosberg H.*, The relationship between success and the laws of conditioning, Psychol. Rev., 44, 379—394 (1937).
2126. *Schlosberg H.*, Three dimensions of emotion, Psychol. Rev., 61, 81—88 (1954).

2127. *Schmidt H.-D.*, Das Verhalten von Haushunden in Konfliktsituationen, Z. Psychol., 159, 161—245 (1956).
2128. *Schmidt-Koenig K.*, Die Snnoe als Kompass im Heim-Orientierungssystem der Brieftauben, Z. Tierpsychol., 18, 221—244 (1961).
2129. *Schmidt-Koenig K.*, Über die Orientierung der Vogel: Experimente und Probleme, Naturwiss., 18, 423—431 (1964).
2130. *Schmidt-Koenig K.*, Current problems in bird orientation. In Lehrman et al. (1965).
2131. *Schneider D.*, Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L., Z. vergl. Physiol., 40, 4—41 (1957).
2132. *Schneider D.*, Electrophysiological investigation on the olfactory specificity of sexual attracting substances in different species of moths, J. insect Physiol., 8, 15—30 (1962).
2133. *Schneider G. E.*, Contrasting visuomotor functions of tectum and cortex in the golden hamster, Psychol. Forschung, 31, 52—62 (1967—1968).
2134. *Schneider G. E., Gross C. G.*, Cnriosity in the hamster, J. comp. physiol. Psychol., 59, 150—152 (1965).
2135. *Schneirla T. C.*, Some important features of ant learning, Z. vergl. Physiol., 19, 439—452 (1933).
2136. *Schneirla T. C.*, Problems in the biopsychology of social organisation, J. abn. soc. Psychol., 41, 385—402 (1946).
2137. *Schneirla T. C.*, Levels in the psychological capacities of animals. In «Philosophy for the Future», Ed. R. W. Sellars et al. Macmillan, New York, 1949.
2138. *Schneirla T. C.*, A consideration of some problems in the ontogeny of family life and social adjustments in various infra-human animals. In «Problems of Infancy and Childhood», Ed. M, J. E. Senn, Macy, New York, 1951.
2139. *Schneirla T. C.*, A consideration of some conceptual trends in comparative psychology, Psych. Bull., 49, 559—597 (1952).
2140. *Schneirla T. C.*, Interrelationships of the «innate» and the «acquired» in instinctive behavior. In «L'Instinct dans le Comportement des Animaux et de L'homme», Fondation Singer Polignac, Paris, 1956.
2141. *Schneirla T. C.*, An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrowal. In «Nebraska Symposium on Motivation», Lincoln, 1959.
2142. *Schneirla T. C.*, Aspects of stimulation and organisation in approach-withdrawal processes underlying vertebrate behavioural development. In Lehrman et al. (1965).
2143. *Schneirla T. C.*, Behavioural development and comparative psychology, Quart. Rev. Biol., 41, 283—302 (1966).
2144. *Schneirla T. C., Rosenblatt J. S.*, Behavioural organisation and genesis of the social bond in insects and mammals, Amer. J. Orthopsych., 31, 223—253 (1961).
2145. *Schneirla T. C., Rosenblatt J. S.*, «Critical periods» in the development of behavior, Science, 139, 1110—1115 (1963).
2146. *Schneirla T. C., Rosenblatt J. S., Tobach E.*, Maternal behavior in the cat. In «Maternal Behavior in Mammals», Ed. H. Rheingold, Wiley, New York, 1963.
2147. *Schnetter B.*, Visuelle Formunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier- und Sechsstrahlsternen, Z. vergl. Physiol., 59, 90—109 (1968).
2148. *Schoen L.*, Quantitative Untersuchungen über die zentrale Kompensation nach einseitiger Ultriculusausschaltung bei Fischen, Z. vergl. Physiol., 32, 121—150 (1950).
2149. *Schoen L.*, Das Zusammenspiel beider Augen als Gleichgewichtsorgane der Fische, Verh. dt. zool. Ges., 45, 191—195 (1951).
2150. *Schoenfeld W. N., Antonitis J. J., Bersh P. J.*, A preliminary study of training conditions necessary for secondary reinforcement, J. exp. Psychol., 40, 40—45 (1950).

2151. *Schöne H.*, Die Lichtorientierung der Larven von *Acilius sulcatus* L. und *Dytiscus marginalis* L., Z. vergl. Physiol., 33,, 63—98 (1951).
2152. *Schöne H.*, Die statische Gleichgewichtsorientierung dekapoder Crustaceen, Verh. dt. zool. Ges., **16**, 157—162 (1951).
2153. *Schöne H.*, Optisch gesteuerte Lageänderungen (Versuche an Dytiscidenlarven zur Vertikalorientierung), Z. bergl. Physiol., 45, 590—604 (1962).
2154. *Schöne H.*, Release and orientation of behaviour and the role of learning as demonstrated in Crustacea, Anim. Behav. Suppl. **1**, 135—143 (1965).
2155. *Schoonhoven L. M.*, Chemoreception of mustard oil glucocides in larvae of *Pieris brassicae*, Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam, Series C, **70**, 5, 556—568 (1967).
2156. *Schoonhoven L. M.*, *Dethier V. G.*, Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae, Arch. néerl. Zool., **16**, 497—530 (1966).
2157. *Schrier A. M.*, *Harlow H. F.*, *Stollnitz F.(ed.)*, Behavior of Nonhuman primates. I and II, Academic Press, New York, 1965.
2158. *Schuck J. R.*, Pattern discrimination and visual sampling by the monkey, J. comp. physiol. Psychol., **53**, 251—255 (1960).
2159. *Schultz D. P.*, Sensory Restriction, Academic Press, New York, 1965.
2160. *Schutz F.*, Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren Verbreitung, Z. vergl. Physiol., **38**, 84—135 (1956).
2161. *Schutz F.*, Sexuelle Prägung bei Anatiden, Z. Tierpsychol., **22**, 50—103 (1965).
2162. *Schutz F.*, Homosexualität und Prägung, Psychol. Forschung., **28**, 439—463 (1965).
2163. *Schüz E.*, Die Spät-Auflassung ostpreussischer Jungstörche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933, Vogelwarte, **15**, 63—78 (1949).
2164. *Schwartz M.*, *Beach F. A.*, Effects of adrenalectomy upon mating behavior in castrated male dogs, Amer. Psychol., **9**, 467—468 (1954).
2165. *Schwartz S.*, Effect of neonatal cortical lesions and early environmental factors on adult rat behavior, J. comp. physiol. Psychol., **57**, 72—77 (1964).
2166. *Schwassmann H. O.*, Environmental cues in the orientation rhythms of fish, Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol., **25**, 443—450 (1960).
2167. *Scott J. P.*, Social behavior, organisation and leaderschip in a small flock of domestic sheep, Comp. Psychol. Monogr., 18, No. 4 (1945).
2168. *Scott J. P.*, The process of socialization in higher animals, Child Family Digest, 1954, 69—84 (1954).
2169. *Scott J. P.*, Aggression, Univ. Chicago Press, 1958.
2170. *Scott J. P.*, Critical periods in behavioral development, Science, **138**, 949—958 (1962).
2171. *Scott J. P.*, *Fredericson E.*, The causes of fighting in mice and rats, Physiol. Zool., **24**, 273—309 (1951).
2172. *Scott J. P.*, *Marston M. V.*, Critical periods affecting the development of normal and maladjustive social behavior of puppies, J. genet. Psychol., **77**, 25—60 (1950).
2173. *Scott J. W.*, Brain stimulation reinforcement with distributed practice, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 175—183 (1967).
2174. *Searle L. V.*, The organization of hereditary maze-brightness and mazedullness, Genet. Psychol. Monogr., **39**, 279—325 (1949).
2175. *Seay B.*, *Harlow H. F.*, Maternal separation in the rhesus monkey, J. nerv. ment. Dis., **140**, 434—441 (1965).
2176. *Sechzer J. A.*, Successful interocular transfer of pattern discrimination in «split-brain» cats with shock-avoidance motivation, J. comp. physiol. Psychol., 58, 76—83 (1964).
2177. *Sechzer J. A.*, *Brown J. L.*, Color discrimination in the cat, Science, **144**, 427—429 (1964).
2178. *Seidel R. J.*, A review of sensory presonditioning, Psych. Bull., **56**, 58—73 (1959).
2179. *Seitz A.*, Die Paarbildung bei einigen Cichliden: I, Z. Tierpsychol., **4**, 40—84 (1940—1941).

2180. *Seitz A.*, Die Paarbildung bei einigen Cichliden: II, Z. Tierpsychol., **5**, 74—101 (1943).
2181. *Seitz P. E. D.*, The effects of infantile experiences upon adult behavior in animal subjects: I. Effects of litter size during infancy upon adult behavior in the rat, Amer. J. Psychiatr., **110**, 916—927 (1954).
2182. *Selander R. K.*, Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds, Condor, **68**, 113—151 (1966).
2183. *Senden M. von*, Raum- und Gestaltauffassung bei operierten Blindgeborenen vor und nach der Operation, Barth, Leipzig, 1932.
2184. *Sevenster A.*, A causal analysis of a displacement activily (Fanning in *Gasterosteus aculeatus* L.), Behaviour Suppl., **9**, 1—170 (1961).
2185. *Sevenster P.*, Motivation and learning in sticklebacks. In «The Central Nervous System and Fish Behavior», Ed. D. Ingle, Univ. Chicago Press, 1968.
2186. *Senenster-Bol A. C. A.*, On the causation of drive reduction after a consummatory act, Arch. neerl. Zool., **15**, 175—236 (1962).
2187. *Sexton O. J.*, *Fitch J.*, A text of Klopfer's empathic learning hypothesis, Psychonomic Sci., **7**, 181—182 (1967).
2188. *Sharma K. N.*, Receptor mechanisms in the alimentary tract: their excitation and functions. «Handbook of Physiol.», Sec. 6, Vol. I, Food and Water Intake, Amer. Physiol. Soc., Baltimore, 1967.
2189. *Sharma K. N.*, *Anand B. K.*, *Dua S.*, *Singh B.*, Role of stomach in regulation of activities of hypothalamic feeding centers, Amer. J. Physiol., **201**, 593—598 (1961).
2190. *Sharpe R. S.*, *Johnsgard P. A.*, Inheritance of behavioral characters in F_2 mallard × pintail (*Anas platyrhynchos* L.× *Anas acuta* L.) hydrids, Behaviour, **27**, 259—272 (1966).
2191. *Sharpless S. K.*, Effects of intravenous injections of epinephrine and norepinephrine in a choice situation, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 103—108(1961).
2192. *Sharpless S.*, *Jasper H.*, Habituation of the arousal reaction, Brain, **79**, 655—680 (1956).
2193. *Shaw E.*, The development of schooling behavior in fisches, Physiol. Zool., **33**, 79—86 (1960).
2194. *Shaw E.*, Environmental conditions and the appearance of sexual behavior in the platyfish. In Bliss (1951).
2195. *Sheer D. E.*, Electrical Stimulation of the Brain. Hogg Foundation for Mental Health, Univ. of Texas, 1961.
2196. *Sheffield F. D.*, *Campbell B. A.*, The role of experience in the "spontaneous" activity of hungry rats, J. comp. physiol. Psychol., **47**, 97—100 (1954).
2197. *Sheffield F. D.*, *Roby T. B.*, Reward value of a non-nutritive sweet taste, J. comp. physiol. Psychol., **43**, 471—481 (1950).
2198. *Sheffield F. D.*, *Wulff J. J.*, *Backer R.*, Reward value of copulation without sex drive reduction, J. comp. physiol. Psychol., **44**, 3—8 (1951).
2199. *Sheldon M. H.*, Learning. In Weiskrantz (1968).
2200. *Sheridan J. A.*, *Cimbalo R. S.*, *Sills J. A.*, *Alluisi E. A.*, Effects of darkness, constant illumination and synchronised photic stimulation on auditory sensitivity to pulsed tones, Psychon. Sci., **5**, 311—312 (1966).
2201. *Sherrington C. S.*, Integrative Action of the Nervous System, Cambridge Univ. Press, 1906.
2202. *Sherrington C. S.*, Flexion-reflex of the limb, crossed extension reflex, and reflex stepping and standing, J. Physiol., **40**, 28—121 (1910).
2203. *Sherrington C. S.*, Further observations on the production of reflex stepping by combination of reflex excitation with reflex inhibition, J. Physiol., **47**, 196—214 (1913).
2204. *Sherrington C. S.*, Reflexes elicitable in the cat from pinna vibrissae and jaws, J. Physiol., **51**, 404—431 (1917).
2205. *Sherrington C. S.*, Quantitative management of contraction in lowest level coordination, Brain, **54**, 1—28 (1931).
2206. *Shinkman P. G.*, Visual depth discrimination in animals, Psychol. Bull., **59**, 489—501 (1962).

2207. *Shinkman P. G.*, Visual depth-discrimination in day-old chicks, J., comp. physiol. Psychol., **56**, 410—414 (1963).
2208. *Shipley W. U.*, The demonstration in the domestic guinea pig of a process resembling classical imprinting, Anim. Behav., **11**, 470—474 (1963).
2209. *Shreck P. K.*, *Sterritt G. M.*, *Smith M. P.*, *Stilson D. W.*, Environmental factors in the development of eating in chicks, Anim. Behav., **11**, 306—309 (1963).
2210. *Sibley C. G.*, Hybridization and isolating mechanisms. In "Vertebrate Speciation", Ed. G. W. F. Blair, 69—88, Texas Univ. Press, 1961.
2211. *Siegel A. I.*, Deprivation of visual form definition in the ring dove: I. Discriminatory learning, J. comp. physiol. Psychol., **46**, 115—119 (1953).
2212. *Siegel A. I.*, Deprivation of visual form definition in the ring dove: II. Perceptual-motor transfer, J. comp. physiol. Psychol., **46**, 249—252 (1953).
2213. *Siegel P. B.*, *Phillips R. E.*, *Folsom E. F.*, Genetic variation in the crow of adult chickens, Behaviour, **24**, 229—235 (1965).
2214. *Siegel P. S.*, *Brantley J. J.*, The relationship of emotionality to the consummatory response of eating, J. exp. Psychol., **42**, 304—306 (1951).
2215. *Siegel P. S.*, *Dorman L. B.*, Food intake of the rat following the intragastric administration of «hungry» and «satiated» blood, J. comp. physiol. Psychol., **47**, 227—229 (1954).
2216. *Siegel P. S.*, *Siegel H. S.*, The effect of emotionality on the water intake of the rat, J. comp. physiol. Psychol., **42**, 12—16 (1949).
2217. *Siegel S.*, Overtraining and transfer processes, J. comp. physiol. Psychol., **64**, 471—477 (1967).
2218. *Sigg E. B.*, *Day C*, *Colombo C.*, Endocrine factors in isolation-induced aggressiveness in rodents, Endocrinology, **78**, 679—684 (1966).
2219. *Simmons K. E. L.*, The nature of the predator-reactions of waders towards humans; with special reference to the role of the aggressive-, escape- and brooding-drives, Behaviour, **8**, 130—173 (1955).
2220. *Simmons K. E. L.*, Problems of head-scratchind in birds, Ibis, **103a**, 37—49 (1961).
2221. *Simner M. L.* Age changes in preference for visual patterned stimulation in the newly hatched chick, Proc. 75th Ann. Convention, Amer. Psychol. Ass., 107—108 (1967).
2222. *Simons L. A.*, *Dunlop C. W.*, *Webster W. R.*, *Aitkin L. M.*, Acoustic habituation in cats as a function of stimulus rate and the role of temporal conditioning of the middle ear muscles, Electroenceph. Clin. Neurophysiol., **20**, 485—493 (1966).
2223. *Simpson G. G.*, Principles of Animal Taxonomy, Columbia Univ. Press, New York, 1961.
2224. *Simpson M. J. A.*, The display of the Siamese fighting fish, *Betta splendens*, Anim. Behav. Monogr., **1**, No. 1 (1968).
2225. *Skinner B. F.*, The Bahavior of Organisms; an Experimental Analysis, Appleton-Century-Crofts, New York, 1938.
2226. *Skinner B. F.*, «Superstition» in the pigeon, J. exp. Psychol., **38**, 168—172 (1948).
2227. *Skinner B. F.*, Operant behaviour. In Honig (1966).
2228. *Sladen W. J. L.*, The pygoscelid penguins. F.I.D.S., Sci. Rep., **17**, London (1955).
2229. *Slotnick B. M.*, Intercorrelations of maternal activities in the rat, Anim. Behav., **15**, 267—269 (1967).
2230. *Sluckin W.*, Perceptual and associative learning, Symp. zool. Soc. Lond., **8**, 193—198 (1962).
2231. *Sluckin W.*, *Salzen E. A.*, Imprinting and perceptual learning, Q. J. exp. Psychol., **13**, 65—77 (1961).
2232. *Smith C. J.*, Mass action and early environment in the rat, J. comp. physiol. Psychol., **52**, 154—156 (1959).
2233. *Smith F. V.*, Perceptual aspects of imprinting, Symp. zool. Soc. Lond., **8**, 171—191 (1962).

2234. *Smith F. V., Bird M. W.*, The approach response of chicks in groups in relation to the strength of the stimulus, Anim. Behav., **12**, 252—258 (1964).
2235. *Smith F. V., Bird M. W.*, The correlation of responsiveness to visual and auditory stimuli in the domestic chick, Anim. Behav., 12, 259—263 (1964).
2236. *Smith K. U.*, Delayed Sensory Feedback and Behavior. W. B. Saunders, Philadelphia and London, 1962.
2237. *Smith M. H.*, Effects of intravenous injections on eating, J. comp. physiol. Psychol., 61, 11—14 (1966).
2238. *Smith M., Duffy M.*, The effects of intragastric injection of various substances on subsequent bar-pressing, J. comp. physiol. Psychol., 48, 387—391 (1955).
2239. *Smith M., Duffy M.*, Some physiological factors that regulate eating behavior, J. comp. physiol. Psychol., 50, 601—608 (1957).
2240. *Smith M. H., Pool R., Weinberg H.*, The role of bulk in the control of eating, J. comp. physiol. Psychol., 55, 115—120 (1962).
2241. *Smith H. H., Salisbury R., Weinberg H.*, The reaction of hypothalamic-hyperphagic rats to stomach preloads, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 660—664 (1961).
2242. *Smith N. G.*, Evolution of some arctic gulls *(Larus)*: an experimental study of isolating mechanisms, Amer. Ornith. Union, Ornitbol. Monogr., 4, 1—99 (1966).
2243. *Smith N. G.*, Adaptations to cliff-nesting in some arctic gulls *(Larus)*, Ibis, 108, 68—83 (1966).
2244. *Smith O. A.*, Food intake and hypothalamic stimulation. In Sheer (1961).
2245. *Smith W. J.*, Message, meaning and context in ethology, Amer. Nat., 99, 405—409 (1965).
2246. *Snowdon C. T., Bell D. D., Henderson N. D.*, Relationships between heart rate and open field behavior, J. comp. physiol. Psychol., 58, 423—426 (1964).
2247. *Соколов Е. Н.*, Neuronal models and the orienting reflex. In «The Central Nervous System and Behavior», Ed. M. A. B. Brazier, Macy Foundation, New York, 1960.
2248. *Соколов Е. Н.*, Нейронный механизм ориентировочного рефлекса, V Симпозиум, 18-й Международный конгресс психологов, М., «Наука», 31—33 (1966).
2249. *Solomon P. et al.*, Sensory Deprivation, Harvard Univ. Press, 1961.
2250. *Solomon R. L., Turner L. H.*, Discriminative classical conditioning in dogs paralyzed by curare can later control discriminative aboidance responses in the normal state, Psychol. Rev., 69, 202—219 (1962).
2251. *Southwick C. H., Beg M. A., Siddiqi M. R.*, Rhesus monkeys in North India. In de Vore (1965).
2252. *Spalding D. A.*, Instinct with original observations on young animals. MacMillan's Magazine, **27**, 282—293, reprinted Brit. J. anim. Behav., **2**, 2—11 (1873).
2253. *Sparks J. H.*, On the role of allopreening invitation behaviour in reducing aggression among red avadavats, Proc. zool. Soc. Lond., 145, 387—404 (1965).
2254. *Spence J. T., Maher B. A.*, Handling and noxious stimulation of the albino rat: I. Effects on subsequent emotionality, J. comp. physiol. Psychol., 55, 247—251 (1962).
2255. *Spence K. W.*, Behavior Theory and Conditioning, Yale Univ. Press, New Haven, 1956.
2256. *Spencer W. A., Thompson R. F., Neilson D. R.*, Decrement of ventral root electrotonus and intracellularly recorded PSP's produced by iterated cutaneous afferent volleys, J. Neurophysiol., 29, 253—274 (1966).
2257. *Spencer-Booth Y.*, The bebaviour of group companions towards rhesus monkey infants, Anim. Behav., 16, 541—557 (1968).
2258. *Spencer-Booth Y., Hinde R. A.*, The effects of separating rhesus monkey infants from their mothers for six days, J. Child. Psychol. Psychiatr., **7**, 179—197 (1967).
2259. *Spencer-Booth Y., Hinde R. A., Bruce M.*, Social companions and the mother-infant relationship in rhesus monkeys, Nature, **208**, **301** (1965).

2260. *Sperry R. W.*, The effect of crossing nerves to antagonistic muscles in the hind limb of the rat, J. comp. Neurol., 75, 1—19 (1941).
2261. *Sperry R. W.*, Effect of 180 degrees rotation of the retinal field on visuomotor coordination, J. exp. Zool., 92, 263—279 (1943).
2262. *Sperry R. W.*, Effect of crossing nerves in antagonistic limb muscles in the monkey, Arch. Neurol. Psychiatr., Lond., 58, 452—473 (1947).
2263. *Sperry R. W.*, Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion, J. comp. physiol. Psychol., 43, 482—489 (1950).
2264. *Sperry R. W.*, Mechanisms of neural maturation. In «Handbook of Experimental Psychology», Ed. S. S. Stevens, Wiley, New York, 1951.
2265. *Sperry R. W.*, Physiological plasticity and brain circuit theory. In Harlow and Woolsey (1958).
2266. *Sperry R. W.*, Chemoaffinity in the orderly growth of nerve fibre patterns and connections, Proc. Nat. Acad. Sci., 50, 703—710 (1963).
2267. *Sperry R. W.*, Problems outstanding in the evolution of brain function, James Arthur Lecture, Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 1964.
2268. *Sperry R. W., Deupree N.*, Functional recovery following alterations in nerve-muscle connections of fishes, J. comp. Neurol., 106, 143—158 (1956).
2269. *Sperry R. W., Hibbard E.*, Regulative factors in the orderly growth of retino-tectal connexions. In «Growth of the Nervous System», Ed. G. E. W. Wolstenholme and M. O'Connor, Churchill, London, 1968.
2270. *Spies G.*, Food versus intracranial self-stimulation reinforcement in fooddeprived rats, J. comp. physiol. Psychol., 60, 153—157 (1965).
2271. *Spinelli D. N.*, Visual receptive fields in the cat's retina: complications, Science, 152, 1768—1769 (1966).
2272. *Stachnik T. J., Ulrich R. E., Mabry J. H.*, Reinforcement of aggression through intracranial stimulation, Psychon. Sci., 5, 101—102 (1966).
2273. *Stamm R. A.*, Aspekte des Paarverhaltens von *Agapornis personata* Reichenow (Aves, Psittacidae, Loriini), Behaviour, 19, 1—56 (1962).
2274. *Stanley W. C., Bacon W. E.*, Suppression of sucking behaviour in non-deprived puppies, Psychol. Rep., 13, 175—178 (1963).
2275. *Steel E. A., Hinde R. A.*, Effect of exogenous oestrogen on brood patch development of intact and ovariectomized canaries, Nature, 202, 718—719 (1964).
2276. *Steffens A. B.*, Blood glucose levels and food intake in normal and hypothalamic hyperphagic rats, Acta physiol. pharmacol. Neurol., 14, 524—526 (1967).
2277. *Stein L.*, Secondary reinforcement established with subcortical stimulation, Science, 127, 466—467 (1958).
2278. *Steinberg J., Bindra D.*, Effects of pregnancy and salt-intake on genital licking, J. comp. physiol. Psychol., 55, 103—106 (1962).
2279. *Stellar E.*, The physiology of motivation, Psychol. Rev., 61, 5—22 (1954).
2280. *Stellar E.*, Drive and Motivation. In «Handbook of Physiology», Sec. 1, Vol. III, Ed. J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Amer. Physiol. Soc., Washington, 1960.
2281. *Stellar E., Hill J. H.*, The rat's rate of drinking as a function of water deprivation, J. comp. physiol. Psychol., 45, 96—102 (1952).
2282. *Stellar E., Hyman R., Samet S.*, Gastric factors controlling water- and salt-solution-drinking, J. comp. physiol. Psychol., 47, 220—226 (1954).
2283. *Sterritt G. M.*, Inhibition and facilitation of eating by electric shock. J. comp. physiol. Psychol., 55, 226—229 (1962).
2284. *Sterritt G. M.*, Inhibition and facilitation of eating by electric shock. III. Psychon. Sci., 2, 319—320 (1965).
2285. *Sterritt G. M., Smith M. P.*, Reinforcement effects of specific components of feeding in young leghorn chicks, J. comp. physiol. Psychol., 59, 171—175 (1965).
2286. *Stettner L. J., Schultz W. J., Levy A.*, Successive reversal learning in the bob-white quail *(Colurius virginianus)*, Anim. Behav., 15, 1—5 (1967).
2287. *Stettner L. J., Tilds R. N.*, Effect of presence of an imprinted object on response of ducklings in an open field and when exposed to a fear stimulus, Psychon. Sci., 4, 107—108 (1966).

2288. *Stevens S. S.*, Handbook of Experimental Psychology, Wiley, New **York**, 1951.
2289. *Stevens S. S.*, Measurement and man, Science, **127**, 383—389 (1958).
2290. *Stevens S. S.*, To honor Fechner and repeal his law, Science, **133**, 80—86 (1961).
2291. *Stevenson H. W.*, *Hess E. H. Rheingold H. L.* Early behavior Wiley, New York 1967.
2292. *Stevenson J. G.*, Reinforcing effects of chaffinch song, Anim. Behav., **15**, 427—432 (1967).
2293. *Stevenson J. G.*, Song as a reinforcer. In Hinde (1969).
2294. *Stewart J.*, *Palfai T.*, Castration, androgen, and dominance status in the rat, Psychonomic Sci., **7**, 1—2 (1967).
2295. *Stichmann W.*, Transpositionsversuche mit Haushuhnrassen stark verschiedener Körpergrösse, Z. Tierpsychol., **19**, 290—320 (1962).
2296. *Stokes A. W.*, Agonistic behaviour among blue tits at a winter feeding station, Behaviour, **19**, 118—138 (1962).
2297. *Stokes A. W.*, The comparative ethology of great, blue, marsh and coal tits at a winter feeding station, Behaviour, **19**, 208—218 (1962).
2298. *Stone J.*, *Fabian M.*, Specialized receptive fields of the cat's retina, Science, **152**, 1277—1279 (1966).
2299. *Stone L. S.*, Functional polarisation in developing and regenerating retinae of transplanted eyes, Ann. N. Y. Acad. Sci., **49**, 856—865 (1948).
2300. *Stout J. F.*, The significance of sound production during the reproductive behaviour of *Notropis analostanus* (Family Cyprinidae), Anim. Behav., **11**, 83—92 (1963).
2301. *Stratton G.*, Vision without inversion of the retinal image, Psychol. Rev., **4**, 341—360 (1897).
2302. *Stresemann E.*, Aves in Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie, Vol. VIII, Berlin and Leipzig, 1927—1934.
2303. *Stretch R. G. A.*, Exploratory behaviour in the rat, Nature, **186**, 454—456 (1960).
2304. *Strong P. N.*, *Hedges M.*, Comparative studies in simple oddity learning: 1. Cats, raccoons, monkeys and chimpanzees, Psychonomic Sci., 5, 13—14 (1966).
2305. *Strongman K. T.*, The effect of anxiety on food intake in the rat, Q. J. exp. Psychol., **17**, 255—260 (1965).
2306. *Surtees G.*, Laboratory studies on dispersion behaviour of adult beetles in grain. VIII and IX, Anim. Behav., **12**, 374—381 (1964).
2307. *Sutherland N. S.*, Visual discrimination of orientation and shape by the *Octopus*, Nature, **179**, 11—13 (1957).
2308. *Sutherland N. S.*, Spontaneous alternation and stimulus avoidance, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 358—362 (1957).
2309. *Sutherland N. S.*, Stimulus analysing mechanisms. In Proc. Sym. Mechanization of Thought Processes. Her Majesty's Stationery Office, London, 575—609 (1959).
2310. *Sutherland N. S.*, The methods and findings of experiments on the visual discrimination of shape by animals, Exp. Psychol. Soc. Monogr. 1, 1961.
2311. *Sutherland N. S.*, Visual discrimination of shape by *Octopus*: squares and crosses, J. comp. physiol. Psychol., **55**, 939—943 (1962).
2312. *Sutherland N. S.*, Cat's ability to discriminate oblique rectangles, Science, 139, 209—210 (1963).
2313. *Sutherland N. S.*, Shape discrimination and receptive fields, Nature, **197**, 118—122 (1963).
2314. *Sutherland N. S.*, The learning of discrimination by animals, Endeavour, **23**, 140—152 (1964).
2315. *Sutherland N. S.*, Partial reinforcement and breadth of learning, Q. J. exp. Psychol., **18**, 289—301 (1966).
2316. *Sutherland N. S.*, Shape discrimination in rat, octopus and goldfish, J. comp. physiol. Psychol., **67**, 160—176 (1969).

2317. *Sutherland N. S., Andelman L.*, Learning with one and two cues, Psychon. Sci., **7**, 107—108 (1967).
2318. *Sutherland N. S., Holgate V.*, Two-cue discrimination learning in rats, J. comp. physiol. Psychol., **67**, 160—176 (1966).
2319. *Sutherland N. S., Mackintosh J.*, Discrimination learning: non-additivity of cues, Nature, **201**, 528—530 (1964).
2320. *Sutherland N. S., Mackintosh N. J., Mackintosh J.*, Simultaneous discrimination training of *Octopus* and transfer of discrimination along a continuum, J. comp. physiol. Psychol., 56, 150—156 (1963).
2321. *Swanson H. H.*, Alteration of sex-typical behaviour of hamsters in open field and emergence tests by neonatal administration of androgen or oestrogen, Anim. Behav., **15**, 209—216 (1967).
2322. *Symons P. E. K.*, Analysis of spine-raising in the male three-spined stickleback, Behaviour, **26**, 1—75 (1966).
2323. *Székely G.*, Development of limb movements: embryological, physiological and model studies. In «Growth of the Nervous System», Ed. G.E.W. Wolstenholme and M. O'Connor, Churchill, London, 1968.
2324. *Szlep R.*, On the plasticity of instinct of a garden spider (*Aranea diadema* L.), construction of a cobweb, Acta Biol. Exp., **16**, 5—22 (1952).
2325. *Tallarico R. B., Farrell W. M.*, Studies of visual depth perception: an effect of early experience on chicks on a visual cliff, J. comp. physiol. Psychol., **57**, 94—96 (1964).
2326. *Tapp J. T., Markowitz H.*, Infant handling: effects on avoidance learning, brain weight and cholinesterase activity, Science, **140**, 486—487 (1963).
2327. *Papp J. T., Simpson L. L.*, Motivational and response factors as determinants of the reinforcing value of light onset, J. comp. physiol. Psychol., 62, 143—146 (1966).
2328. *Taub E., Bacon R. C., Berman A. J.*, Acquisition of a trace-conditioned avoidance response after deafferentation of the responding limb, J. comp. physiol. Psychol., 59, 275—279 (1965).
2329. *Taub E., Ellman S. J., Berman A. J.*, Deafferentation in monkeys: effect on conditioned grasp response, Science, **151**, 593—594 (1966).
2330. *Taub E., Teodoru D., Ellman S. J., Bloom R. F., Berman A. J.*, Deafferentation in monkeys, Psychon. Sci., 4, 323—324 (1966).
2331. *Taylor J. G.*, The Behavioural Basis of Perception, Yale Univ. Press, 1962.
2332. *Tees R. C.*, Effects of early auditory restriction in the rat on adult pattern discrimination, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 389—393 (1967).
2333. *Teghtsoonian R., Campbell B. A.*, Random activity of the rat during food deprivation as a function of environmental conditions, J. comp. physiol. Psychol., 53, 242—244 (1960).
2334. *Teitelbaum P.*, Sensory control of hypothalamic hyperphagia, J. comp. physiol. Psychol., **48**, 156—163 (1955).
2335. *Teitelbaum P.*, Random and food-directed activity in hyperphagic and normal rats, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 486—490 (1957).
2336. *Teitelbaum P.*, Disturbances in feeding and drinking behaviour after hypothalamic lesions, Nebr. Symp. Motiv., 9, 39—65 (1961).
2337. *Teitelbaum P.*, The use of operant methods in the assessment and control of motivational states. In Honig (1966).
2338. *Teitelbaum P., Campbell B. A.*, Ingestion patterns in hyperphagic and normal rats, J. comp. physiol. Psychol., **51**, 135—141 (1958).
2339. *Tembrock G.*, Spielverhalten beim Rotfuchs, Zool. Beitr., 3, 423—496 (1958).
2340. *Tembrock G.*, Versuch einer Analyse des Imponierverhaltens beim Rotfuchs, *Vulpes vulpes* (L.), Z. Tierpsychol., **19**, 577—585 (1962).
2341. *Tembrock G.*, Zur Strukturanalyse des Kampfverhaltens bei *Vulpes*, Behaviour, **19**, 261—282 (1962).
2342. *Tenen S. S., Miller N. E.*, Strength of electrical stimulation of lateral hypothalamus, food deprivation, and tolerance for quinine in food, J. comp. physiol. Psychol., **58**, 55—62 (1964).

2343. *Terrace H. S.* Errorless transfer of a discrimination across two continua, J. exp. Anal. Behav., 6, 223—232 (1963).
2344. *Terrace H. S.*, Stimulus control. In Honig (1966).
2345. *Teuber H.-L.*, Perception. In «Handbook of Physiology», Sec. I, Vol. III, Ed. J. Field, H. W. Magoun, and V. E. Hall, Amer. Physiol. Soc., Washington, 1960.
2346. *Teuber H.-L.*, Sensory deprivation, sensory suppression and agnosia: notes for a neurologic theory, J. nerv. ment. Dis., 13, 32—40 (1961).
2347. *Thielcke G.*, Versuche mit Klangattrapen zur Klärung der Verwandschaft der Baumläufer *Certhia familiaris* L., *C. brachydactyla* Brehm und *C. americana* Bonaparte, J. Orn., 103, 266—271 (1962).
2348. *Thielcke G.*, Geographic variation in bird vocalizations. In Hinde (1969).
2349. *Thielcke G.*, *Linsenmaier K. E.*, Zur geographischen Variation des Gesanges des Zilpzalps *Phylloscopus collybita*, in Mittel- und Südwesteuropa mit einem Vergleich des Gesanges des Fitis *Phylloscopus trochilus*, J. Orn., 104, 372—402 (1963).
2350. *Thielcke-Poltz H.*, *Thielcke G.*, Akustisches Lernen verschieden alter schallisolierter Amseln *(Turdus merula* L.*)* und die Entwicklung erlernter Motive ohne und mit künstlichen Einfluss von Testosteron, Z. Tierpsychol., 17, 211—244 (1960).
2351. *Thines G.*, *Heuts B.*, The effect of submissive experiences on dominance and aggressive behaviour of *Xiphophorus* (Pisces, Poecilidae), Z. Tierpsychol., 25, 139—154 (1968).
2352. *Thistlethwaite D.*, A critical review of latent learning and rekated experiments, Psychol. Bull., 48, 97—129 (1951).
2353. *Thoman E.*, *Wetzel A.*, *Levine S.*, Learning in the neonatal rat, Anim. Behav., 16, 54—57 (1968).
2354. *Thomas D. W.*, *Mayer J.*, Meal taking and regulation of food intake by normal and hypothalamic hyperphagic rats, J. comp. physiol. Psychol., 66, 642—653 (1968).
2355. *Thompson R. F.*, Foundations of Physiological Psychology. Harper and Row, New York, 1967.
2356. *Thompson R. F.*, *Spencer W. A.*, Habituation, Psychol. Rev., 73, 16—43 (1966).
2357. *Thompson R. W.*, *Koenigsberg L. A.*, *Tennison J. C.*, Effects of age on learning and retention of an avoidance response in rats, J. comp. physiol., Psychol., 60, 457—459 (1965).
2358. *Thompson T. I.*, Visual reinforcement in Siamese fighting fish, Science, 141, 55—57 (1963).
2359. *Thompson T. I.*, Visual reinforcement in fighting cocks, J. exp. Anal. Behav., 7, 45—49 (1964).
2360. *Thompson T. I.*, Aggressive behavior of Siamese fighting fish: analysis and synthesis of conditioned and unconditioned components. In "Biology of Aggression", Ed. S. Garattin and E. Sigg, Excerpta Medica Foundation, Amsterdam, 1969.
2361. *Thompson T. I.*, Conditioned avoidance of the mobbing call by chaffinches, Anim. Behav. (1969).
2362. *Thompson T. I.*, *Bloom W.*, Aggressive behaviour and extinction induced response rate increase, Psychonomic Sci., 5, 335—336 (1966).
2363. *Thompson T. I.*, *Sturm T.*, Visual-reinforcer color, and operant behavior in Siamese fighting fish., J. exp. Anal. Behav., 8, 341—344 (1965).
2364. *Thompson T. I.*, *Sturm T.*, Classical conditioning of aggressive display in Siamese fighting fish, J. exp. Anal. Behav., 8, 397—403 (1965).
2365. *Thompson W. R.*, The inheritance of behaviour; behavioural differences in fifteen mouse strains, Cand. J. Psychol., 7, 145—153 (1953).
2366. *Thompson W. R.*, Influence of prenatal maternal anxiety on emotionality in young rats, Science, 125, 698—699 (1957).
2367. *Thompson W. R.*, *Heron W.*, The effects of restricting early experience on the problem-solving capacity of dogs, Canad. J. Psychol., 8, 17—31 (1954).

2368. *Thompson W. R., Watson J., Charlesworth W. R.*, The effects of prenatal maternal stress on offspring behavior in rats, Psychol. Monogr., **76**, 1—26 (1962).
2369. *Thor D. H., Hoats D. L.*, A circadian variable in self-exposure to light by the rat, Psychon. Sci., **12**, 1—2 (1968).
2370. *Thorpe W. H.*, The evolutionary significance of habitat selection, J. Anim. Ecol., **14**, 67—70 (1945).
2371. *Thorpe W. H.*, The process of song-learning in the chaffinch as studied by meabs of the sound spectrograph, Nature, **173**, 465—469 (1954).
2372. *Thorpe W. H.*, The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch, *Frengilla coelebs*, Ibis, **100**, 535—570 (1958).
2373. *Thorpe W. H.*, Sensitive periods in the learning of animals and men. In Thorpe and Zangwill (1961).
2374. *Thorpe W. H.*, Bird-song, Cambridge Univ. Press, 1961.
2375. *Thorpe W. H.*, Learning and Instinct in Animals. (1st ed., 1956) Methuen, London, 1963.
2376. *Thorpe W. H.*, Ethology and the coding problem in germ cell and brain, Z. Tierpsychol., **20**, 529—551 (1963).
2377. *Thorpe W. H., Jones F. G. W.*, Olfactory conditioning and its relation to the problem of host selection, Proc. Roy. Soc. Ser. B, **124**, 56—81 (1937).
2378. *Thorpe W. H., North M. E. W.*, Origin and significance of the power of vocal imitation: with special reference to the antiphonal singing of birds, Nature, **208**, 219—222 (1965).
2379. *Thorpe W. H., Zangwill O. L.*, Current Problems in Animal Behavior, Cambridge Univ., Press, 1961.
2380. *Thorson J.*, Small-signal analysis of a visual reflex in the locust. I and II, Kybernetik, **3**, 41—53 and 53—66 (1966).
2381. *Thorsteinson A. J.*, Host selection in phytophagous insects, An. Rev. Ent., **5**, 193—218 (1960).
2382. *Tinbergen L.*, The natural control of insects in pinewoods: I. Factors influencing the intensity of predation by song birds, Arch. néerl., Zool., **13**, 265—343 (1960).
2383. *Tinbergen N.*, Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.), Z. vergl. Physiol., **21**, 699—716 (1935).
2384. *Tinbergen N.*, Über das Verhalten kämpfender Kohlmeisen (*Parus m. major* L.), Ardea, **26**, 222—223 (1937).
2385. *Tinbergen N.*, Die Ubersprunbewegung, Z. Tierpsychol., **4**, 1—10 (1940—1941).
2386. *Tinbergen N.*, An objectivistic study of the innate behaviour of animals, Biblioth. Biother., **1**, 39—98 (1942).
2387. *Tinbergen N.*, Social releasers and the experimental method required for their study, Wolson Bull., **60**, 6—51 (1948).
2388. *Tinbergen N.*, The Study of Instinct. Clarendon Press, Oxford, 1951.
2389. *Tinbergen N.*, Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution, Quart. Rev. Biol., **27**, 1—32 (1952).
2390. *Tinbergen N.*, The Herring Gull's World, Collins, London, 1953.
2391. *Tinbergen N.*, In "Trans. First Conf. on Group Processes (1954)", Ed. B. Schaffner, Macy Foundation, New York, 1955.
2392. *Tinbergen N.*, The functions of territory, Bird Study, **4**, 14—27 (1957).
2393. *Tinbergen N.*, Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report, Behaviour, **15**, 1—70 (1959).
2394. *Tinbergen N.*, The evolution of animal communication — a critical examination of methods, Symp. zool. Soc. Lond., **8**, 1—6 (1962).
2395. *Tinbergen N.*, On aims and methods of ethology, Z. Tierpsychol., **20**, 410—433 (1963).
2396. *Tinbergen N.*, Behavior and natural selection. In «Ideas in Modern Biology», Ed. J. A. Moore, Proc. XVI Int. Zool. Cong., Washington, 521—542 (1965).
2397. *Tinbergen N.*, Some recent studies of the evolution of sexual behavior. In Beach (1965).

2398. *Tinbergen N.*, Adaptive features of the black-headed gull *Larus ridibundus* L., Proc. XIV Int. Orn. Cong., 43—59 (1967).
2399. *Tinbergen N.*, Book review, Anim. Behav., 16, 398—399 (1968).
2400. *Tinbergen N.*, *Broekhuysen G. J.*, *Feekes F.*, *Houghton J. C. W.*, *Kruuk H.*, *Szulc E.*, Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L., a behaviour component of camouflage, Behaviour, 19, 74—117 (1962).
2401. *Tinbergen N.*, *Impekoven M.*, *Franck D.*, An experiment on spacingout as a defence against predation, Behaviour, 28, 307—321 (1967).
2402. *Tinbergen N.*, *Kruuk H.*, *Paillette M.*, Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus r. ridibundus*: II. Bird Study, 9, 123—131 (1962).
2403. *Tinbergen N.*, *Kruyt W.*, Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.): III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken, Z. vergl. Physiol., 25, 292—334 (1938).
2404. *Tinbergen N.*, *Kuenen D. J.*, Über die auslösenden und die richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. ericetorum* Turton), Z. Tierpsychol., 3, 37—60 (1939).
2405. *Tinbergen N.*, *Meeuse B. J. D.*, *Boerema L. K.*, *Varossieau W. W.*, Die Balz des Samtfalters, *Eumenis* (= *Satyrus*) *semele* (L.), Z. Tierpsychol., 5, 182—226 (1943).
2406. *Tinbergen N.*, *Perdeck A. C.*, On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick (*Larus argentatus argentatus* Pont.), Behaviour, 3, 1—39 (1950).
2407. *Tinkelpaugh O. J.*, An experimental study of representative factors in monkeys, J. comp. Psychol., 8, 197—236 (1928).
2408. *Tirala L. G.*, Die Form als Reiz, Zool. Jb. Allg. Zool. Physiol., 39, 395—442 (1923).
2409. *Tobach E.*, *Schneirla T. C.*, Eliminative responses in mice and rats and the problem "emotionality". In Bliss (1962).
2410. *Tolman C. W.*, Social facilitation of feeding behaviour in the domestic chick, Anim. Behav., 12, 245—251 (1964).
2411. *Tolman C. W.*, The effects of tapping sounds on feeding behaviour of domestic chicks, Anim. Behav., 15, 145—148 (1967).
2412. *Tolman C. W.*, The feeding behaviour of domestic chicks as a function of rate of pecking by a surrogate companion, Behaviour, 29, 57—62 (1967).
2413. *Tolman C. W.*, The varieties of social stimulation in the feeding behaviour of domestic chicks, Behaviour, 30, 275—286 (1968).
2414. *Tolman E. C.*, Purposive Behavior in Animals and Men, Century, New York, 1932.
2415. *Tolman E. C.*, Principles of purposive behavior. In Koch (1959).
2416. *Tolman E. C.*, *Ritchie B. F.*, *Kalish D.*, Studies in spatial learning: I and V, J. exp. Psychol., 36, 221—229; 37, 285—292 (1946—1947).
2417. *Toulmin S. E.*, The Philosophy of Science, Hutchinson, London, 1953.
2418. *Towbin E. J.*, Gastric distension as a factor in the satiation of thirst in esophagostowized dogs, Amer. J. Physiol., 159, 533—541 (1949).
2419. *Towbin E. J.*, The role of the gastrointestinal tract in the regulation of water intake. In "Thirst", Ed. M. J. Wayner, Pergamon, New York, 1964.
2420. *Tracy H. C.*, The development of motility and behavior reactions in the toadfish *(Opsanus tau)*, J. comp. Neurol., 40, 253—269 (1926).
2421. *Treichler F. R.*, *Hamilton D. M.*, Relationships between deprivation and air-drinking behavior, J. comp. physiol. Psychol., 63, 541—544 (1967).
2422. *Tretzel E.*, Imitation und Transposition menschlicher Pfiffe durch Amseln *Turdus m. merula* L., Z. Tierpsychol., 24, 137—161 (1967).
2423. *Travarthen C. B.*, Two mechanisms of vision in primates, Psychol. Forschung, 31, 299—337 (1967—1968).
2424. *Tribukait B.*, Die Aktivitätsperiodik der weissen Maus im Kunsttag von 16—29 Stunden Länge, Z. vergl. Physiol., 38, 479—490 (1956).
2425. *Trimble M. R.*, *Herbert J.*, The effect of testosterone or oestradiol upon the sexual and associated behaviour of the adult female thesus monkey, J. Endocrin., 42, 171—185 (1968).

2426. *Trowill J. A.*, Instrumental conditioning of the heart rate in the curarized rat, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 7—11 (1967).
2427. *Trumler E.*, Das «Rossigkeitsgesicht» und ähnliches Ausdrucksverhalten bei Einhufern, Z. Tierpsychol., **16**, 478—488 (1959).
2428. *Tsang Y. C.*, Mase learning in rats hemidecorticated in infancy, J. comp. Psychol., **24**, 221—254 (1937).
2429. *Tsang Y. C.*, Hunger motivation in gastrectomized rats, J. comp. Psychol., **26**, 1—17 (1938).
2430. *Tschanz B.*, Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge aalge* Pont.), Behaviour, **14**, 1—100 (1959).
2431. *Tschanz B.*, Trottellummen, Z. Tierpsychol., Beiheft 4 (1968).
2432. *Tucker D.*, *Beidler L. M.*, Autonomic nervous system influence on olfactory receptors, Amer. J. Physiol., **187**, 637 (1956).
2433. *Tugendhat B.*, The normal feeding behavior of the three-spined stickle-back *(Gasterosteus aculeatus)*, Behaviour, 15, 284—318 (1960).
2434. *Tugendhat B.*, The disturbed feeding behavior of the three-spined stickleback: I. Electric shock is administered in the food area, Behaviour, **16**, 159—187 (1960).
2435. *Tugendhat Gardner B.*, Hunger and sequential responses in the hunting behavior of Salticid spider, J. comp. physiol. Psychol., 58, 167—173 (1964).
2436. *Turner E. R. A.*, Social feeding in birds, Behaviour, **24**,, 1—46 (1964).
2437. *Tyhurst J. S.*, Individual reactions to community disaster, Amer. J. Psychiatr., **107**, 764—769 (1951).
2438. *Tyler S.*, Ph. D. thesis, Cambidge (1969).
2439. *Uexküll J. von*, Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Springer Berlin. Translated in «Instinctive Behaviour» (1957), Ed. C. H. Schiller, Methuen, London, 1934.
2440. *Ullyott P.*, The behaviour of *Dendrocoelum lacteum*: I and II, J. exp. Biol., **13**, 253—264, 265—278 (1936).
2441. *Ulrich R. E.*, Pain as a cause of aggression, Amer. Zool., 6, 643—662 (1966).
2442. *Ulrich R. E.*, *Johnston M.*, *Richardson J.*, *Wolff P. C.*, The operant conditioning of fighting behavior in rats, Psychol. Rec., **13**, 465—470 (1963).
2443. *Ulrich R. E.*, *Stachnik T. J.*, *Brierton G. R.*, *Mabry J. H.*, Fighting and avoidance in response to aversive stimulation, Behaviour, 26, 124—129 (1966).
2444. *Ulrich R. E.*, *Wolff P. C.*, *Azrin N. H.*, Shock as an elicitor of intra- and inter-species fighting behaviour, Anim. Behav., **12**, 14—15 (1964).
2445. *Uttley A. M.*, The classification of signals in the nervous system, EEG clin. Neurophysiol., 6, 479—494 (1954).
2446. *Uyeno E. T.*, *White M.*, Social isolation and dominance behavior, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 157—159 (1967).
2447. *Valenstein E. S.*, Problems of measurement and interpretation with reinforcing brain stimulation, Psychol. Rev., **71**, 415—438 (1964).
2448. *Valenstein E. S.*, Biology of drives, Neurosci. Res. Bull., 6, (1968).
2449. *Valenstein E. S.*, *Cox V. C.*, *Kakolewski J. W.*, Modification of motivated behavior elicited by electrical stimulation of the hypothalamus, Science, 159, 1119—1120 (1968).
2450. *Valenstein E. S.*, *Goy R. W.*, Further studies of the organization and display of sexual behavior in male guinea pigs, J. comp. physiol. Psychol., **50**, 115—119 (1957).
2451. *Valenstein E. S.*, *Riss W.*, *Young W. C.*, Experiential and genetic factors in the organization of sexual behavior in male guinea pigs, J. comp. physiol. Psychol., 48, 397—403 (1955).
2452. *Varley M.*, *Symmes D.*, The hierarchy of dominance in a group of macaques, Behaviour, **27**, 54—75 (1966).
2453. *Vaughan E.*, *Fisher A. E.*, Male sexual behavior induced by intracranial electrical stimulation, Science, **137**, 758—760 (1962).
2454. *Verney E. B.*, The antidiuretic hormone and the factors which determine its release, Proc. Roy. Soc. B, **135**, 25—106 (1947).

2455. *Vernon M. D.*, A Further Study of Visual Perception, Cambridge Univ. Press, 1952.
2456. *Vernon W.*, *Ulrich R.*, Classical conditioning of pain-elicited aggression, Science, **152**, 668 (1966).
2457. *Verplanck W. S.*, Burrhus F. Skinner. In «Modern Learning Theory», Ed. Estes et al., Appleton-Century-Crofts, New York, 1954.
2458. *Verplanck W. S.*, *Hayes J. R.*, Eating and drinking as a function of maintenance schedule, J. comp. physiol. Psychol., **46**, 327—333 (1953).
2459. *Verwey J.*, Die Paarungsbiologie des Fischreihers, Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol., 48, 1—120 (1930).
2460. *Vestal B. M.*, *King J. A.*, Relationship of age at eye opening to first optokinetic response in deermice *(Peromyscus)*, Developmental Psychobiology, **1**, 30—34 (1968).
2461. *Vilks E. K.*, Experimental study of instinctive behaviour of birds under natural conditions, Proc. 18th Int. Cong. Psychol. Moscow, **1**,, 82—83 (1966).
2462. *Vince M. A.*, Developmental changes in responsiveness in the great tit *(Parus major)*, Behaviour, **15**, 219—243 (1960).
2463. *Vince M. A.*, Developmental changes in learning capacity. In Thorpe and Zangwill (1961).
2464. *Vince M. A.*, "String-pulling" in birds: III. The successful response in greenfinches and canaries, Behaviour, **17**, 103—129 (1961).
2465. *Vince M. A.*, Use of the feet in feeding by the great tit *Parus major*, Ibis, **106**, 508—529 (1964).
2466. *Vince M. A.*, Social facilitation of hatching in the bobwhite quail, Anim. Behav., **12**, 531—534 (1964).
2467. *Vince M. A.*, Embryonic communication, respiration and the synchronisation of hatching. In Hinde (1969).
2468. *Vince M. A.*, *Warren R. P.*, Individual differences in taste discrimination in the great tit *(Parus major)*, Anim. Behav., **11**, 548—552 (1963).
2469. *Виноградова О. С.*, Dynamic classification of the reactions of hippocampal neurons to sensory stimuli, Fed. Proc. Trans. Suppl., **25**, T397—T403 (1966).
2470. *Volkonsky M.*, Sur la Photo-akinèse des acribiens, Arch. Inst., Pasteur Algér., **17**, 194—220 (1939).
2471. *Воронин Л. Г.*, Some results of comparative-physiological investigations of higher nervous activity, Psychol. Bull., 59, 161—195 (1962).
2472. *Voss C.*, Über das Formensehen der roten Waldameise (*Formica rufa* Gruppe), Z. vergl. Physiol., **55**, 225—254 (1967).
2473. *Vowles D. M.*, The orientation of ants: I. The substitution of stimuli, J. exp. Biol., **31**, 341—355 (1954).
2474. *Vowles D. M.*, The orientation of ants: II. Orientation to light, gravity and polarized light, J. exp. Biol., **31**, 356—375 (1954).
2475. *Vowles D. M.*, *Harwood D.*, The effect of exogenous hormones on aggressive and defensive behaviour in the ring dove *(Streptopelia risoria)*, J. Endocrin., **36**, 35—51 (1966).
2476. *Wagner A. R.*, *Thomas E.*, *Norton T.*, Conditioning with electrical stimulation of the motor cortex, J. comp. physiol. Psychol., **64**, 191—199 (1967).
2477. *Wahlström G.*, The circadian rhythm of the canary studied by self-selection of light and darkness, Acta Soc. Med. Upsal., **69**, 241—271 (1964).
2478. *Walden A. M.*, Studies of exploratory behavior in the albino rat, Psychol. Rep., **22**, 483—493 (1968).
2479. *Waldron I.*, Mechanisms for the production of the motor output pattern in flying locusts, J. exp. Biol., **47**, 201—212 (1967).
2480. *Waldron I.*, Neural mechanism by which controlling inputs influence motor output in the flying locust, J. exp. Biol., **47**, 213—228 (1967).
2481. *Waldron I.*, The mechanism of coupling of the locust flight oscillator to oscillatory imputs, Z. Physiol., **57**, 331—347 (1968).
2482. *Walk R. D.*, "Visual" and "visual-motor" experience: a replication, J. comp. physiol. Psychol., **51**, 785—787 (1958).

2483. *Walk R. D.*, The study of visual depth and distance perception in animals. In Lehrman et al. (1965).
2484. *Walk R. D., Gibson E. J.*, A comparative and analytical study of visual depth perception, Psychol. Monogr., 75, 44 pp. (1961).
2485. *Walk R. D., Gibson E. J., Tighe T. J.*, Behavior of light- and dark-reared rats on a visual cliff, Science, **126**, 80—81 (1957).
2486. *Walker E. L., Dember W. N., Earl R. M., Fawl C. L., Karoly A. J.*, Choice alternation: III. Response intensity vs. response discriminability, J. comp. physiol. Psychol., 48, 80—85 (1955).
2487. *Wallace G. K.*, Some experiments on form perception in the nymphs of the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskal, J. exp. Biol., 35, 765—775 (1958).
2488. *Wallace G. K.*, Visual scanning in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskal, J. exp. Biol., 36,, 512—545 (1959).
2489. *Wallace G. K.*, Experiments on visually controlled orientation in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forskal, Anim. Behav., 10, 361—369 (1962).
2490. *Wallis D. I.*, Aggressive behaviour in the ant, *Formica fusca*, Anim. Behav., 10, 267—274 (1962).
2491. *Wallraff H. G.*, Können Grasmücken mit Hilfe des Sternenhimmels navigieren? Z. Tierpsychol., **17**, 165—177 (1960).
2492. *Wallraff H. G.*, The present status of our knowledge about pigeon homing, Proc. 14th Int. Ornith. Cong. Oxford, 331—358, Bleckwell, Oxford, 1967.
2493. *Walther F.*, Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antibopen, Z. Tierpsychol., 15, 340—380 (1958).
2494. *Walther F.*, "Antilopenhafte" Verhaltensweisen im Paarungszeremoniell des Okapi (*Okapia iohnstomi* Sclater, 1901),Z. Tierpsychol., 17, 188—210 (1960).
2495. *Walther F. R.*, Verhaltensstudien an der Grantgazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) im Ngorongoro-Krater, Z. Tierpsychol., 22, 167—208 (1965).
2496. *Ward J. A., Barlow G. W.*, The maturation and regulation of glancing off the parents by young orange chromides (*Etroplus maculatus*: Pisces — Cichlidae), Behaviour, 29, 1—56 (1967).
2497. *Warden C. J.*, Animal Motivation: Experimental Studies on the Albino Rat, Columbia Univ. Press, New York, 1931.
2498. *Ware R.*, Development of differential reinforcing values of sexual responses in the male albino rat, J. comp. physiol. Psychol., 65, 461—465 (1968).
2499. *Warren J. M.*, Additivity of cues in a visual pattern discrimination by monkeys, J. comp. physiol. Psychol., 46, 484—486 (1953).
2500. *Warren J. M.*, The phylogeny of maze learning: (i) Theoretical orientation, Brit. J. Anim. Behav., 5, 90—93 (1957).
2501. *Warren J. M.*, Reversal learning by paradise fish *(Macropodus opercularis)*, J. comp. physiol. Psychol., 53, 376—378 (1960).
2502. *Warren J. M.*, Primate learning in comparative perspective. In Schrier et al. (1965).
2503. *Warren J. M.*, The comparative psychology of learning, Ann. Rev. Psychol., 16,, 95—118 (1965).
2504. *Warren J. M.*, An assessment of the reversal index, Anim. Behav., **15**, 493—498 (1967).
2505. *Warren R. P.*, Preference aversion in mice to bitter substance, Science, **140**, 808—809 (1963).
2506. *Warren R. P., Aronson L. R.*, Sexual behavior in adult male hamsters castrated-adrenalectomized prior to puberty, J. comp. physiol. Psychol., 50, 475—480 (1957).
2507. *Warren R. P., Hinde R. A.*, The effect of oestrogen and progesterone on the nest-building of domesticated canaries, Anim. Behav., 7, 209—213 (1959).
2508. *Warriner C. C., Lemmon W. B., Ray T. S.*, Early experience as a variable in mate selection, Anim. Behav., 11,, 221—224 (1963).
2509. *Wasman M., Flynn J. P.*, Directed attack elicited from hypothalamus, Arch. Neurol., 6, 220—227 (1962).

2510. *Waterman T. H., Wiersma C. A. G., Bush B. M. H.*, Afferent visual responses in the optic nerve of the crab *Podophthalamus*, J. cell. comp. Physiol., 63, 135—155 (1964).
2511. *Watson A. J.*, The place of reinforcement in the explanation of behaviour. In Thorpe and Zangwill (1961).
2512. *Watson J. B.*, Psychology from the Standpoint of a Behaviorist, Lippincott, Philadelphia, 1919.
2513. *Weasner M. H., Finger F. W., Reid L. S.*, Activity changes under food deprivation as a function of recording device, J. comp. physiol. Psychol., 53, 470—474 (1960).
2514. *Webb W. B.*, The wotivational aspect of an irrelevant drive in the behavior of the white rat, J. exp. Psychol., 39, 1—14 (1949).
2515. *Wecker S. C.*, The role of early experience in habitat selection by the prairie deermouse, *Peromyscus maniculatus bairdi*, Ecol. Monogr., 33, 307—325 (1963).
2516. *Weddell G.*, Somesthesis and the chemical senses, Ann. Rev. Psychol., 6, 119—136 (1955).
2517. *Weddell G., Taylor D. A., Williams C. M.*, Studies on the innervation of skin: III. The patterned arrangement of the spinal sensory nerves to the rabbit ear, J. Anat. Lond., 89, 317—342 (1955).
2518. *Weene P., Held R.*, Changes in perceived size of angle as a function of orientation in the frontal plane, J. exp. Psychol., 71, 55—59 (1966).
2519. *Wehmer F.*, Effects of prior experience with objects on maternal behaviours in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 60, 294—296 (1965).
2520. *Wehner R.*, Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene, Z. vergl. Physiol., 55, 145—166 (1967).
2521. *Weidmann R., Weidmann U.*, An analysis of the stimulus situation releasing food-begging in the black-headed gull, Anim. Behav., 6, 114 (1958).
2522. *Weidmann U.*, Verhaltensstudien an der Stockente (*Anas platyrhynchos L.*): II, Z. Tierpsychol., 15, 277—300 (1958).
2523. *Weiner I. H., Stellar E.*, Salt preference of the rat determined by a single-stimulus method, J. comp. physiol. Psychol., 44, 394—401 (1951).
2524. *Weingarten M., Spinelli D. N.*, Retinal receptive field changes produced by auditory and somatic stimulation, Exptl. Neurol., 15, 363—376 (1966).
2525. *Weinstein S., Sersen E. A., Fisher L., Weisinger M.*, Is reafference necessary for visual adaptation? Percept. mot. Skills, 18, 641—648 (1964).
2526. *Weir M. W., De Fries J. C.*, Prenatal maternal influence on behavior in mice, J. comp. physiol. Psychol., 58, 412—417 (1964).
2527. *Weis-Fogh T.*, Biology and physics of locust flight: II. Flight performance of the desert locust *(Schistocerca gregaria)*, Phil. Trans. Roy. Soc. B, 239, 459—510 (1956).
2528. *Weis-Fogh T.*, Control of basic movements in flying insects, Symp. Soc. exp. Biol., 18, 343—361 (1964).
2529. *Weiskrantz L.*, Sensory deprivation and the cat's optic nervous system, Nature, 181, 1047—1050 (1958).
2530. *Weiskrantz L.*, Neurological studies and animal behaviour, Brit. Med. Bull., 20, 49—53 (1964).
2531. *Weiskrantz L.* (Ed.), Analysis of Behavioral Change, Harper and Row, New York, 1968.
2532. *Weiskrantz L.*, Memory. In Weiskrantz (1968).
2533. *Weiskratz L.*, Emotion. In Weiskrantz (1968).
2534. *Weiskrantz L., Cowey A.*, The aetiology of food reward in monkeys, Anim. Behav., 11, 225—234 (1963).
2535. *Weiss B. A., Schneirla T. C.*, Inter-situational transfer in the ant Formica schanfussi as tested in a two-phase single choice-point maze, Behaviour, 28, 269—279 (1967).
2536. *Weiss J. M.*, Effects of coping responses on stress, J. comp. physiol. Psychol., 65, 251—260 (1968).

2537. *Weiss P.*, Does sensory control play a constructive role in the development of motor coordination? Schweiz. Med. Wschr., **71**, 591—595 (1941).
2538. *Weiss P.*, Self-differentiation of the basic patterns of coordination, Comp. Psychol. Monogr., **17**, 1941.
2539. *Weiss P.*, Experimental analysis of coordination by the disarrangement of central-peripheral relations, Symp. Soc. exp. Biol., **4**, 92—111 (1950).
2540. *Welford A. T.*, Evidence of a single channel decision mechanism limiting performance in a serial reaction task, Q. J. exp. Psychol., **11**, 193—210 (1959).
2541. *Welford A. T.*, Experimental psychology and the study of social behaviour. In «Society: Problems and Methods of Study», Ed. A. T. Welford et al., Routledge and Kegan-Paul, London, 1962.
2542. *Welford A. T.*, *Brown R. A.*, *Gabb J. E.*, Two experiments on fatigue as affecting skilled performance in civilian air crew, Brit., J. Psychol., **40**, 195—211 (1950).
2543. *Welker W.* I., Effects of age and experience on play and exploration of young chimpanzees, J. comp. physiol. Psychol., **49**, 223—226 (1956).
2544. *Welker W. I.*, Analysis of sniffing of the albino rat, Behaviour, **22**, 223—244 (1964).
2545. *Welker W. I.*, *King W. A.*, Effects of stimulus novelty on gnawing and eating by rats, J. comp. physiol. Psychol., 55, 838—842 (1962).
2546. *Wells G. P.*, Spontaneous activity cycles in polychaete worms, Symp. Soc. exp. Biol., **4**, 127—142 (1950).
2547. *Wells G. P.*, The sources of animal behaviour. Inaugural lecture, Univ. Coll. London, 1955.
2548. *Wells G. P.*, Factors affecting reactions to *Mysis* by newly hatched *Sepia*, Behaviour, **13**, 96—111 (1958).
2549. *Wells M. J.*, Functional evidence for neurone fields representing the individual arms within the central nervous system of *Octopus*, J. exp. Biol., **36**, 501—511 (1959).
2550. *Wells M. J.*, Weight discrimination by Octopus, J. exp. Biol., **38**, 127—133 (1961).
2551. *Wells M. J.*, Early learning in *Sepia*, Symp. zool. Soc. Lond., **8**, 149—169 (1962).
2552. *Wells M. J.*, Brain and Behaviour in Cephalopods. Heinemann, London, Stanford Univ. Press, Stanford, 1962.
2553. *Wells M. J.*, The orientation of *Octopus*, Ergeb. Biol., **26**, 40—54 (1963).
2554. *Wells M. J.*, Tactile discrimination of shape by *Octopus*, Q. J. exp. Psychol., 16, 156—162 (1964).
2555. *Wells M. J.*, Tactile discrimination of surface curvature and shape by the octopus J. exp. Biol. **41**, 433—445 (1964).
2556. *Wells M. J.*, *Wells J.* The function of the brain of *Octopus* in tactile discrimination J. exp. Biol. **34**, 131—142 (1957).
2557. *Wenner A. M.*, Sound production during the waggle dance of the honey bee, Anim. Behav., **10**, 79—95 (1962).
2558. *Wenner A. M.*, Honey bees: do they use the distance information contained in their dance maneuver? Science **155**, 847—849 (1967).
2559. *Werner G.*, *Mountcastle V. B.*, The variability of central nervous activity in a sensory system, and its implications for the central reflection of sensory events, J. Neurophysiol., **26**, 958—977 (1963).
2560. *Whalen R. E.*, Effects of mounting without intromission and intromission without ejaculation on sexual behaviour and maze learning, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 409—415 (1961).
2561. *Whalen R. E.*, The initiation of mating in naive female cats, Anim. Behav., **11**, 461—463 (1963).
2562. *Whalen R. E.*, Sexual behavior of cats, Behaviour. **20**, 321—342 (1963).
2563. *Whalen R. E.*, *Beach F. A.*, *Kuehn R. E.*, Effects of exogenous androgen on sexually responsive and unresponsive male rats, Endocrinology, **69**, 373—380 (1961).

2564. *Whalen R. E., Robertson R. T.*, Sexual exhaustion and recovery of masculine copulatory behavior in virilized female rats, Psychon. Sci., **11**, 319—320 (1968).
2565. *Whimbey A. E., Denenberg V. H.*, Two independent behavioral dimensions in open-field performance, J. comp. physiol. Psychol., **63**, 500—504 (1967).
2566. *White B. L., Castle P., Held R.*, Observations on the development of visually directed reaching, Child Developm., 35, 349—364 (1964).
2567. *White B. L., Held R.*, Plasticity of sensorimotor development in the human infant. In «Causes of Behavior», Ed. J. F. Rosenblith and W. Allinsmith, Allyn and Bacon, Boston, 1966.
2568. *Whitfield* I. *C.*, Coding in the auditory nervous system, Nature, **213**, 756—760 (1967).
2569. *Whiting H. P.*, Functional development in the nervous system, Proc. Ist Int. Neurochem. Symp. Academic Press, New York, 1955.
2570. *Whitman C. O.*, The behavior of pigeons, Publ. Carneg. Inst., **257**, 1—161 (1919).
2571. *Wickelgren B. G.*, Habituation of spinal motoneurons, J. Neurophysiol., **30**, 1404—1423 (1967).
2572. *Wickelgren B. G.*, Habituation of spinal interneurons, J. Neurophysiol., 30, 1424—4438 (1967).
2573. *Wickens D. D., Hall J., Reid L. S.*, Associative and retro-active inhibition as a function of the drive stimulus, J. comp. physiol. Psychol., **42**, 398—403 (1949).
2574. *Wickler W.*, Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen: II, Z. Tierphychol., **15**, 427—446 (1958).
2575. *Wickler W.*, Die Stammesgeschichte typischer Bewegungsformen der Fisch-Brustflosse, Z. Tierpsychol., **17**, 31—66 (1960).
2576. *Wickler W.*, Okologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen, Fortschr. Zool., **13**, 303—365 (1961).
2577. *Wickler W.*, Über die Stammesgeschichte und den taxonomischen Wert einiger Verhaltensweisen der Vögel, Z. Tierpsychol., **18**, 320—342 (1961).
2578. *Wickler W.*, Ei-Attrappen und Maulbrüten bei afrikanischen Cichliden, Z. Tierpsychol., **19**, 129—164 (1962).
2579. *Wickler W.*, Socio-sexual signals and their intraspecific imitation among primates. In Morris (1967).
2580. *Wickler W.*, Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In «Die Evolution der Organismen», 3, 1, Ed. G. Heberer, G. Fischer, Stuttgart, 1967.
2581. *Wickler W.*, Mimicry, Weidenfeld and Nicolson, London, 1968.
2582. *Wiemer F.-K.*, Mittelhirnfunktion bei Urodelen nach Regeneration und Transplantation, Arch. Entw. Mech. Org., **147**, 560—633 (1955).
2583. *Wiepkema P. R.*, An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling, Archs. neerl. Zool., **14**, 103—199 (1961).
2584. *Wiepkema P. R., de Ruiter L., Reddingius J.*, Circadian rhythms in the feeding behaviour of CBA mice, Nature, **209**, 935—936 (1966).
2585. *Wiersma C. A. G.*, An experiment on the «Resonance theory» of muscular activity, Archs. néerl. Physiol., **16**, 337—345 (1931).
2586. *Wiersma C. A. G.*, The organization of the arthropod central nervous system, Amer. Zoologist, **2**, 67—78 (1962).
2587. *Wiersma C. A. G., Bush B. M. H., Waterman T. H.*, Efferent visual responses of contralateral origin in the optic nerve of the crab *Podophthalamus*, J. cell. comp. Physiol., **64**, 309—326 (1964).
2588. *Wiersma C. A. G., Ikeda K.*, Interneurons commanding swimmeret movements in the crayfish *Procambarus clarkii* (Girard), Comp. Biochem. Physiol., **12**, 509—525 (1964).
2589. *Wiersma C. A. G., Waterman T. H., Bush B. M. H.*, Impulse traffic in the optic nerve of decapod Crustacea, Science, **134**, 1435 (1961).
2590. *Wiersma C. A. G., Yamaguchi T.*, Integration of visual stimuli by the crayfish central nervous system, J. exp. Biol., **47**, 409—431 (1967).

2591. *Wiesel T. N.*, Receptive fields of ganglion cells in the cat's retina, J. Physiol., 153, 583—594 (1960).
2592. *Wiesel T. N., Hubel D. H.*, Single-cell responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye, J. Neurophysiol., 26, 1003—1017 (1963).
2593. *Wiesel T. N., Hubel D. H.*, Effects of visual deprivation on morphology and physiology of cells in the cat's lateral geniculate body, J. Neurophysiol., 26, 978—993 (1963).
2594. *Wiesel T. N., Hubel D. H.*, Extent of recovery from the effects of visual deprivation in kittens, J. Neurophysiol., 28, 1060—1072 (1965).
2595. *Wiesel T. N., Hubel D. H.*, Comparison of the effects of unilateral and bilateral eye closure on cortical unit responses in kittens, J. Neurophysiol., 28, 1029—1040 (1965).
2596. *Wiesel T. N., Hubel D. H.*, Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey, J. Neurophysiol., 29, 1115—1156 (1966).
2597. *Wiesner B. P., Sheard N. M.*, Maternal Behaviour in the Rat, Oliver and Boyd, Edinbergh, 1933.
2598. *Wigglesworth V. B.*, The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanus corporis* de Beer (Anoplura), Parasitology, 33, 67—109 (1941).
2599. *Wigglesworth V. B.*, The utilisation of reserve substances in *Drosophila* during flight, J. exp. Biol., 28, 150—163 (1949).
2600. *Wikler A.*, Pharmacologic dissociation of behavior and EEG «sleep patterns» in dogs: Morphine, N-allylnormorphine, and atropine, Proc. Soc. exp. Biol. Med., 79, 261—265 (1952).
2601. *Wilcott R. C.*, Effects of cerebral lesions in young and mature rats on later maze performance, Proc. 75th Ann. Conv. Amer. Psychol. Ass., 75—76 (1967).
2602. *Wilkins B. R.*, Regulation and control in engineering. In Kalmus (1966).
2603. *Wilkins B. R.*, Basic mathematics of control. In Kalmus (1966).
2604. *Williams A. O. D.*, Behavioral acts elicited by stimulation of single, identifiable brain cells, Science, 157, 570—574 (1967).
2605. *Williams C. D., Carr R. M., Peterson H. W.*, Maze exploration in rats of four ages, J. genet. Psychol., 109, 241—247 (1966).
2606. *Williams D. I.*, The overtraining reversal effect in the pigeon, Psychonomic Sci., 7, 261—262 (1967).
2607. *Williams D. I.*, Constant irrelevant cue learning in the pigeon. Anim. Behav., 15, 229—230 (1967).
2608. *Williams E., Scott J. P.*, The development of social behavior patterns in the mouse, in relation to natural periods, Behaviour, 6, 35—65 (1953).
2609. *Willis E. O.*, The behavior of bicolored ant birds, Univ. Calif. Publ. Zool., 79, 1—127 (1967).
2610. *Wilson D. M.*, The central nervous control of flight in a locust, J. exp. Biol., 38, 471—490 (1961).
2611. *Wilson D. M.*, Relative refractoriness and patterned discharge of locust flight motor neurones, J. exp. Biol., 41, 191—205 (1964).
2612. *Wilson D. M.*, Proprioceptive leg reflexes in cockroaches, J. exp. Biol., 43, 397—409 (1965).
2613. *Wilson D. M.*, Central nervous mechanisms for the generation of rhythmic behaviour in arthropods, Symp. soc. exp. Biol., 20, 199—228 (1966).
2614. *Wilson D. M.*, Insect walking, Ann. Rev. Ent., 11, 103—122 (1966).
2615. *Wilson D. M.*, Stepping patterns in Tarantula spiders, J. exp. Biol., 47, 133—151 (1967).
2616. *Wilson D. M.*, Inherent asymmetry and reflex modulation of the locust flight pattern, J. exp. Biol., 48, 631—641 (1968).
2617. *Wilson D. M., Davis W. J.*, Nerve impulse patterns and reflex control in the motor system of the crayfish claw, J. exp. Biol., 43, 193—210 (1965).
2618. *Wilson D. M., Gettrup E.*, A stretch reflex controlling wingbeat frequency in grasshoppers, J. exp. Biol., 40, 171—185 (1963).
2619. *Wilson D. M., Hoy R. R.*, Optomotor reaction, locomotory bias and reactive inhibition in the milkweed bug *Oncopeltus* and the beetle *Zophobas*, Z. vergl. Physiol., 58, 136—152 (1968).

2620. *Wilson D. M.*, *Weis-Fogh T.*, Patterned activity of coordinated motor units, studied in flying locusts, J. exp. Biol., 39, 643—667 (1963).
2621. *Wilson D. M.*, *Wyman R. J.*, Phasically unpatterned nervous control of dipteran flight, J. insect Physiol., 9, 859—865 (1963).
2622. *Wilson D. M.*, *Wyman R. J.*, Motor output patterns during random and rhythmic stimulation of locust thoracic ganglia, Biophys. Journ., 5, 121—143 (1965).
2623. *Wilson E. O.*, Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith): 3. The experimental induction of social responses, Anim. Behav., 10, 159—164 (1962).
2624. *Wilson G. T.*, *Radloff W. P.*, Degree of arousal and performance: effects of reticular stimulation on an operant task, Psychonomic Sci., 7, 13—14 (1967).
2625. *Wilson J. R.*, *Adler N.*, *Le Boeuf B.*, The effects of intromission frequency on successful pregnancy in the female rat, Proc. Nat. Acad. Sci., 53, 1392—1395 (1965).
2626. *Wilson J. R.*, *Kuehn R. E.*, *Beach F. A.*, Modification in the sexual behavior of male rats produced by changing the stimulus female, J. comp. physiol. Psychol., 56, 636—644 (1963).
2627. *Wilson P. D.*, *Riesen A. H.*, Visual deprivation in rhesus monkeys neonatally deprived of patterned light, J. comp. physiol. Psychol., 61, 87—95 (1966).
2628. *Wilson R. S.*, *Bartels B. L.*, Cardiac responses, J. comp. physiol. Psychol., 65, 132—139 (1968).
2629. *Wiltschko W.*, Über den Einfluss statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen *(Erithacus rubecula)*, Z. Tierpsychol., 25, 537—558 (1968).
2630. *Wilz K. J.*, The organization of courtship behaviour in sticklebacks, D. Phil. thesis, Oxford (1967).
2631. *Windle W. F.*, Physiology of the Foetus: Origin and Extent of Function in Prenatal Life, W. B. Saunders, Philadelphia, 1940.
2632. *Windle W. F.*, Genesis of somatic motor function in mammalian embryos: a synthesizing article, Physiol. Zool., 17, 247—260 (1944).
2633. *Winn H. E.*, Egg site selection by three species of darters (*Pisces*, Percidae), Brit. J. Anim. Behav., 5, 25—28 (1957).
2634. *Winn H. E.*, *Salmon M.*, *Roberts N.*, Sun-compass orientation by parrot fishes, Z. Tierpsychol., 21, 798—812 (1964).
2635. *Wolda H.*, Response decrement in the prey-catching activity of *Notonecta glauca* L. (Hemiptera), Archs. néerl. Zool., 14, 61—89 (1961).
2636. *Wolf E.*, *Zerrahn-Wolf G.*, Flicker and the reactions of bees to flowers, J. genet. Physiol., 20, 511—518 (1937).
2637. *Wolfe J. B.*, Effectiveness of token-records for chimpanzees, Comp. Psychol. Monogr., 12, 5 (1936).
2638. *Wolfe J. B.*, An exploratory study of food-storing in rats, J. comp. Psychol., 28, 97—108 (1939).
2639. *Wood-Gush D. G. M.*, The agonistic and courtship behaviour of the brown leghorn cock, Brit. J. Anim. Behav., 4, 133—142 (1956).
2640. *Woodruff A. B.*, *Slövak M. L.*, The effects of severely restricted visual experience on the perception of «identity», Psychon. Sci., 2, 41—42 (1965).
2641. *Woods P. J.*, The effects of free and restricted environmental experience on problem-solving behavior in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 52, 399—402 (1959).
2642. *Woods P. J.*, Behavior in a novel situation as influenced by the immediately preceding environment, J. exp. Anal. Behav., 5, 185—190 (1962).
2643. *Woodworth R. S.*, Dynamic Psychology, Columbia Univ. Press, New York, 1918.
2644. *Worden F. G.*, Attention and auditory electrophysiology. In «Progress in Physiological Psychology», Ed. E. Stellar and J. M. Sprague, 1, 45—116 (1966).
2645. *Worden F. G.*, *Livingston R. B.*, Brain-stem reticular formation. In Sheer (1961).

2646. *Worden F. G., Marsh J. T.*, Amplitude changes of auditory potentials evoked at cochlear nucleus during acoustic habituation, Electroenceph. clin. Neurophysiol., **15**, 866—881 (1963).
2647. *Wright J. H., Gescheider G. A., Johnson M. L.*, Energizing effects of combined food and water deprivation upon general activity, Psychon. Sci., **5**, 415—416 (1966).
2648. *Wünschmann A.*, Quantitative Untersuchungen zum Neugierverhalten von Wirbeltieren, Z. Tierpsychol., **20**, 80—109 (1963).
2649. *Wüstehube C.*, Beiträge zur Kenntnis besonders des Spiel- und Beuteverhaltens einheimischer Musteliden, Z. Tierpsychol., **17**, 579—613 (1960).
2650. *Wyckoff L. B.*, The role of observing responses in discrimination learning: Part I, Psychol. Rev., **59**, 431—442 (1954).
2651. *Wynne L. C., Solomon R. L.*, Traumatic avoidance learning: acquisition and extinction in dogs deprived of normal peripheral autonomic function, Genet. Psychol. Monogr., **52**, 241—284 (1955).
2652. *Wyrwicka W., Dobrzecka C.*, Relationship between feeding and satiation centers of the hypothalamus, Science, **132**, 805—806 (1960).
2653. *Wyrwicka W., Dobrzecka C., Tarnocki A.*, The effect of electrical stimulation of the hypothalamic feeding centre in satiated goats on alimentary conditioned reflexes, Type II, Acta Biol. Exp., **20**, 121—136 (1960).
2654. *Yaschine T., Mena F., Beyer C.*, Gonadal hormones and mounting behavior in the female rabbit, Amer. J. Physiol., **213**, 867—872 (1967).
2655. *Yates A. J.*, Delayed auditory feedback, Psychol. Bull., **60**, 213—232 (1963).
2656. *Yehle A., Dauth G., Schneiderman N.*, Correlates of heart-rate classical conditioning in curarized rabbits, J. comp. physiol. Psychol., **64**, 98—104 (1967).
2657. *Young J. Z.*, Regularities in the retina and optic lobes of *Octopus* in relation to form discrimination, Nature, **186**, 836—839 (1960).
2658. *Young J. Z.*, Learning and discrimination in the *Octopus*, Biol. Rev., **36**, 32—96 (1961).
2659. *Young J. Z.*, Paired centres for the control of attack by *Octopus*, Proc. Roy. Soc. B, **159**, 565—588 (1964).
2660. *Young J. Z.*, The organization of a memory system, Proc. Roy. Soc. B, **163**, 285—320 (1965).
2661. *Young P. T.*, Food-seeking drive, affective process and learning, Psychol. Rev., **56**, 98—121 (1949).
2662. *Young W. C.*, Sex and Internal Secretion, Williams and Wilkins, Baltimore, 1961.
2663. *Young W. C.*, The hormones and mating behaviour. In Young (1961).
2664. *Young W. C.*, The organization of sexual behaviour by hormonal action during the prenatal and larval periods in vertebrates. In Beach (1965).
2665. *Young W. C., Goy R. W., Phoenix C. H.*, Hormones and sexual behaviour, Science, **143**, 212—218 (1964).
2666. *Youngstrom K. A.*, Studies of the developing behavior of Anura, J. comp. Neurol., 68, 351—379 (1938).
2667. *Zannier-Tanner E.*, Vergleichende Verhaltensuntersuchungen über das Hinlegen und Aufstehen bei Huftieren, Z. Tierpsychol., **22**, 696—723 (1965).
2668. *Zeigler H. P.*, Learning-set formation in pigeons, J. comp. physiol. Psychol., **54**, 252—254 (1961).
2669. *Zeigler H. P.*, Displacement activity and motivational theory. A case study in the history of ethology, Psychol. Bull., **61**, 362—376 (1964).
2670. *Zeigler H. P., Karten H., Green H. L.*, Neural mechanisms in the feeding behavior of the pigeon. Paper delivered at Eastern Psychological Association, April, 1967, Amer. Psychol., **22**, 748 (1967).
2671. *Zeigler H. P., Schmerler S.*, Visual discrimination of orientation by pigeons, Anim. Behav., **13**, 475—477 (1965).
2672. *Zeigler H. P., Witkovsky P.*, The main sensory trigeminal nucleus of the pigeon: a single-unit analysis, J. Comp. Neurol (1968).

2673. *Zeigler H. P., Wyckoff L. B.*, Observing responses and discrimination learning, Q. J. exp. Psychol., **13**, 129—140 (1961).
2674. *Zener K.*, The significance of behavior accompanying conditioned salivary secretion for theories of the conditioned response, Amer. J. Psychol., **50**, 384—403 (1937).
2675. *Zerrahn G.*, Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene, Z. vergl. Physiol., **20**, 117—161 (1933).
2676. *ZimbardoP. G.*, The effects of early avoidance training and rearing conditions upon the sexual behaviour of the male rat, J. comp. physiol. Psychol., **51**, 764—769 (1958).
2677. *Zimbardo P. G., Montgomery K. C.*, Effects of «free environment» rearing upon exploratory behavior, Psychol. Rep., **3**, 589—594 (1957).
2678. *Zimmermann R. R.*, Form generalization in the infant monkey, J. comp. physiol. Psychol., **55**, 918—923 (1962).
2679. *Zimmermann R. R., Torrey C. C.*, Ontogeny of learning. In Schreier et al. (1965).
2680. *Zippelius H. M.. Schleidt W. M.*, Ultraschallaute bei jungen Mäusen, Naturwiss., **21**, 502 (1956).
2681. *Zitrin A., Jaynes J., Beach F. A.*, Neural mediation of mating in male cats. III, J. comp. Neurol., **105**, 111—125 (1956).
2682. *Zolman J. F., Becker D.*, Spatial discrimination learning in young chicks, Psychon. Sci., **10**, 361—362 (1968).
2683. *Zolman J. F., Martin R. C.*, Instrumental aversive conditioning in newly hatched domestic chicks, Psychon. Sci., **8**, 183—184 (1967).
2684. *Zucker I.*, Facilitatory and inhibitory effects of progesterone on sexual responses of spayed guinea pigs, J. comp. physiol. Psychol., **62**, 376—381 (1966).
2685. *Zucker I.*, Biphasic effects of progesterone on sexual receptivity in the female guinea pig, J. comp. physiol. Psychol., **65**, 472—478 (1968).

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

ОГЛАВЛЕНИЕ

ЧАСТЬ IV. ЭВОЛЮЦИЯ

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва, И-110, ГСП,
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»

Р. Хайнд

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Редактор Е. Э. Казакевич
Художник М. Белькевич
Художественный редактор Ю. Л. Максимов
Технический редактор А. Г. Резоухова
Корректоры В. И. Киселева и В. И. Постнова

Сдано в набор 30/VII 1974 г. Подписано к печати 10/XII 1974 г. Бумага тип. № 2. $60\times90^1/_{16}$ = бум. л. 26,75. Печ. л. 53,50. Уч.-изд. л. 63.64. Изд. № 4/7170. Цена 4р. 79 к. Заказ № 1584

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

Москва, 1-й Рижский пер., 2

Ордена Трудового Красного Знамени Первая Образцовая типография имени А. А. Жданова Союзполиграфпрома при Государственном комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли

Москва, М-54, Валовая, 28